

FRANKLIN GALVÃO

Variação Sazonal da Fotossíntese Líquida e
Respiração de *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart.,
Ilex paraguariensis St. Hil. e *Podocarpus*
lambertii Kl. em Função da Intensidade
Luminosa e Temperatura

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal do Setor de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do Título de "Doutor em Ciências Florestais".

CURITIBA

1986



COORDENAÇÃO DO CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENGENHARIA FLORESTAL

P A R E C E R

Os membros da Comissão Examinadora designada pelo Colegiado do Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal para realizar a arguição da Tese de Doutorado apresentada pelo candidato FRANKLIN GALVÃO, sob o título "VARIACÃO SAZONAL DA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA E RESPIRAÇÃO DE *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart., *Ilex paraguariensis* St. Hil. E *Podocarpus lambertii* Klotz. EM FUNÇÃO DA INTENSIDADE LUMINOSA E TEMPERATURA", para obtenção do grau de Doutor em Ciências Florestais - Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal do Setor de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Paraná, área de concentração: SILVICULTURA, após haver analisado o referido trabalho e arguido o candidato, são de parecer pela "APROVAÇÃO" da Tese, completando assim os requisitos necessários para receber o grau e o Diploma de Doutor em Ciências Florestais.

Curitiba, 07 de julho de 1986.

Professor Antonio Natal Gonçalves, DR.
Primeiro Examinador

Professor Geraldo Gonçalves dos Reis, DR.
Segundo Examinador

Professora Maria Elisa Cortézzi Graça, DRA.
Terceira Examinadora

Professor Antonio José de Araujo, DR.
Quarto Examinador

Professor Mario Takao Inoue, DR.
Presidente



A

Maria Inês, minha mulher
Carolina, Fernanda e Rafael,
meus filhos

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Mario Takao Inoue, pela amizade, apoio e preciosa orientação em todas as fases deste trabalho;

Aos Profs. Dr. Antonio José de Araújo e Dr. Ronaldo Viana Soares, pela co-orientação;

Ao Prof. Henrique Soares Koehler, pelo expressivo auxílio na computação dos dados;

Aos colegas Odilson dos Santos Oliveira e Juarez Martins Hoppe, por assumir meus encargos didáticos durante a realização deste Curso;

A Prof.^a Yoshiko Saito Kuniyoshi, pela atenção, sugestões e amizade;

Aos colegas e amigos Miguel Antão Durlo e Delmar Antonio Bressan, pelo estímulo e contribuições;

A querida Nílvia Thaís Weigert Bressan, pelas correções gramaticais;

Ao funcionário Rubens Lourenço, pela colaboração durante a instalação do experimento;

A Universidade Federal de Santa Maria (UFSM) e à Universidade Federal do Paraná (UFPR), por possibilitar a realização deste Curso;

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES, pela concessão de bolsa-de-estudo;

A minha grande família e a todos os amigos, pelo revitalizante apoio e carinho.

S U M Á R I O

	<u>LISTA DE FIGURAS</u>	vii
	<u>LISTA DE TABELAS</u>	xi
	<u>RESUMO</u>	xvii
1	<u>INTRODUÇÃO</u>	01
2	<u>REVISÃO DA LITERATURA</u>	04
2.1	FATOR LUZ E O CRESCIMENTO DAS PLANTAS	04
2.1.1	Influência da intensidade luminosa na fotos- síntese	06
2.1.2	Influência da intensidade luminosa na respira- ção	10
2.2	FATOR TEMPERATURA E O CRESCIMENTO DAS PLANTAS..	10
2.2.1	Influência da temperatura na fotossíntese ...	11
2.2.2	Influência da temperatura na respiração	14
2.3	VARIAÇÃO SAZONAL DA FOTOSSÍNTESE	15
2.4	VARIAÇÃO SAZONAL DA RESPIRAÇÃO	20
2.5	INFORMAÇÕES ECOLÓGICAS DAS ESPÉCIES ESTUDADAS..	21
2.5.1	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	21
2.5.2	<i>Ilex paraguariensis</i> St. Hil.	23
2.5.3	<i>Podocarpus lambertii</i> Kl.	26
3	<u>MATERIAIS E MÉTODOS</u>	28
3.1	ORIGEM DAS SEMENTES	28
3.2	CULTIVO DAS MUDAS	29

3.3	MÉTODOS USADOS NA AVALIAÇÃO ECOFISIOLÓGICA	32
3.3.1	Determinação da troca de CO ₂	32
3.3.2	Condições ambientais durante as determina- ções	36
3.3.3	Procedimentos durante as determinações	37
3.3.4	Determinação das unidades de relação	38
3.3.5	Delineamento estatístico	39
4	<u>RESULTADOS</u>	40
4.1	VARIAÇÃO DO PESO ESPECÍFICO FOLIAR	40
4.2	<i>Cabralea canjerana</i>	42
4.2.1	Fotossíntese líquida	42
4.2.2	Respiração	49
4.2.3	Ponto de compensação lumínico	51
4.2.4	Coeficiente econômico aparente	52
4.3	<i>Ilex paraguariensis</i>	53
4.3.1	Fotossíntese líquida	53
4.3.2	Respiração	60
4.3.3	Ponto de compensação lumínico	62
4.3.4	Coeficiente econômico aparente	62
4.4	<i>Podocarpus lambertii</i>	64
4.4.1	Fotossíntese líquida	64
4.4.2	Respiração	71
4.4.3	Ponto de compensação lumínico	73
4.4.4	Coeficiente econômico aparente	73
5	<u>DISCUSSÃO</u>	75
5.1	<i>Cabralea canjerana</i>	75
5.1.1	Fotossíntese líquida	75

5.1.2	Respiração	80
5.1.3	Coeficiente econômico aparente	80
5.2	<i>Ilex paraguariensis</i>	81
5.2.1	Fotossíntese líquida	81
5.2.2	Respiração	85
5.2.3	Coeficiente econômico aparente	85
5.3	<i>Podocarpus lambertii</i>	86
5.3.1	Fotossíntese líquida	86
5.3.2	Respiração	88
5.3.3	Coeficiente econômico aparente	88
6	<u>CONCLUSÕES</u>	90
	<u>SUMMARY</u>	95
	APÊNDICES	96
	<u>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</u>	110

LISTA DE FIGURAS

FIGURA

1	UNIDADE DE REGISTRO E CONTROLE (À DIREITA) E ANALISADOR INFRA-VERMELHO DE CO ₂ (À ESQUERDA)	33
2	DISPOSIÇÃO DO MATERIAL A SER ANALISADO DENTRO DA CÂMARA	33
3	DESENHO ESQUEMÁTICO DO SISTEMA DE TROCA GASOSA DE CO ₂ COM O FITOTRON	34
4	VARIAÇÃO ANUAL DO PESO ESPECÍFICO FOLIAR PARA CANJERANA, ERVA-MATE E PINHEIRO-BRAVO	41
5	CURVAS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE CANJERANA, EM FUNÇÃO DA INTENSIDADE LUMINOSA (T=22,6°C)	44
6	CURVAS MENSAIS DA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE CANJERANA EM FUNÇÃO DA INTENSIDADE LUMINOSA (T = média do mês)	45
7	VARIAÇÃO ANUAL DA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE CANJERANA PARA AS INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS (T= 22,6°C)	46

FIGURA

8	VARIAÇÃO ANUAL DA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE CANJERANA PARA AS INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS (T= média do mês)	47
9	DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DE CANJERANA SUBMETIDA ÀS TEMPERATURAS FIXA (CLARO) E MÉDIA DO MÊS (ES- CURO), PARA AS DIFERENTES INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS	48
10	DISTRIBUIÇÃO DA PRODUÇÃO FOTOSSINTÉTICA DE CANJE- RANA, NAS DIFERENTES ESTAÇÕES DO ANO POR INTENSI- DADE LUMINOSA E TEMPERATURA	49
11	VARIAÇÃO ANUAL DA RESPIRAÇÃO DE CANJERANA PARA AM- BAS AS TEMPERATURAS TESTADAS	51
12	VARIAÇÃO ANUAL DO COEFICIENTE ECONÔMICO APARENTE (FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA/RESPIRAÇÃO NA ESCURIDÃO) DE CANJERANA, PARA AS INTENSIDADES LUMINOSAS TESTA- DAS	52
13	CURVAS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE ERVA-MA- TE EM FUNÇÃO DA INTENSIDADE LUMINOSA (T = 22,6°C)	55
14	CURVAS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE ERVA-MA- TE EM FUNÇÃO DA INTENSIDADE LUMINOSA (T= média do mês)	56
15	VARIAÇÃO ANUAL DA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE ERVA-MA- TE EM FUNÇÃO DAS INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS (T= 22,6°C)	57

FIGURA

16	VARIAÇÃO ANUAL DA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE ERVA-MATE PARA AS INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS (T= média do mês)	58
17	DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DE ERVA-MATE SUBMETIDA ÀS TEMPERATURAS FIXA (CLARO) E MÉDIA DO MÊS (ESCURO), PARA AS DIFERENTES INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS	59
18	DISTRIBUIÇÃO DA PRODUÇÃO FOTOSSINTÉTICA DE ERVA-MATE, NAS DIFERENTES ESTAÇÕES DO ANO POR INTENSIDADE LUMINOSA E TEMPERATURA	60
19	VARIAÇÃO ANUAL DA RESPIRAÇÃO DE ERVA-MATE PARA AMBAS AS TEMPERATURAS TESTADAS	61
20	VARIAÇÃO ANUAL DO COEFICIENTE ECONÔMICO APARENTE (FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA/RESPIRAÇÃO NA ESCURIDÃO) DE ERVA-MATE, PARA AS INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS	63
21	CURVAS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE PINHEIRO-BRAVO EM FUNÇÃO DA INTENSIDADE LUMINOSA (T= 22,6 ^o)	66
22	CURVAS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE PINHEIRO-BRAVO EM FUNÇÃO DA INTENSIDADE LUMINOSA (T= média do mês).....	67
23	VARIAÇÃO ANUAL DA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE PINHEIRO-BRAVO EM FUNÇÃO DAS INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS (T = 22,6 ^o C)	68

FIGURA

24	VARIAÇÃO ANUAL DA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE PINHEIRO-BRAVO PARA AS INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS (T = média do mês)	69
25	DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DE PINHEIRO-BRAVO SUBMETIDO AS TEMPERATURAS FIXA (CLARO) E MÉDIA DO MÊS (ESCURO), PARA AS DIFERENTES INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS	70
26	DISTRIBUIÇÃO DA PRODUÇÃO FOTOSSINTÉTICA DE PINHEIRO-BRAVO, NAS DIFERENTES ESTAÇÕES DO ANO POR INTENSIDADE LUMINOSA E TEMPERATURA	71
27	VARIAÇÃO ANUAL DA RESPIRAÇÃO DE PINHEIRO-BRAVO PARA AMBAS AS TEMPERATURAS TESTADAS	72
28	VARIAÇÃO ANUAL DO COEFICIENTE ECONÔMICO APARENTE (FOTOSSÍNTESE/RESPIRAÇÃO NA ESCURIDÃO) DE PINHEIRO-BRAVO, PARA AS INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS	74

LISTA DE TABELAS

TABELA

1	DADOS METEOROLÓGICOS REGISTRADOS NO PERÍODO DE FEVEREIRO DE 1984 À JANEIRO DE 1985	31
2	VALORES MÉDIOS MENSAIS DO PESO ESPECÍFICO FOLIAR (g/dm^2), PARA CANJERANA, ERVA-MATE E PINHEIRO-BRAVO	41
3	VALORES MÉDIOS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$), EM FUNÇÃO DA LUMINOSIDADE, PARA CANJERANA ($T = 22,6^\circ\text{C}$)	43
4	VALORES MÉDIOS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$), EM FUNÇÃO DA LUMINOSIDADE, PARA CANJERANA ($T = \text{média do mês}$)	43
5	VALORES MÉDIOS MENSAIS DA RESPIRAÇÃO ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) DE CANJERANA, EM FUNÇÃO DAS TEMPERATURAS FIXA E MÉDIA DO MÊS	50
6	VALORES MÉDIOS MENSAIS DO PONTO DE COMPENSAÇÃO LUMÍNICO (lux) DE CANJERANA PARA AS TEMPERATURAS FIXA E MÉDIA MENSAL	52

TABELA

7	VALORES MÉDIOS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) EM FUNÇÃO DA LUMINOSIDADE, PA- RA ERVA-MATE (T = 22,6°C)	53
8	VALORES MÉDIOS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) EM FUNÇÃO DA LUMINOSIDADE, PA- RA ERVA-MATE (T = média do mês)	54
9	VALORES MÉDIOS MENSAIS DA RESPIRAÇÃO ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) DE ERVA-MATE, EM FUNÇÃO DAS TEMPERATURAS FIXA E MÉDIA DO MÊS	61
10	VALORES MÉDIOS MENSAIS DO PONTO DE COMPENSAÇÃO LUMÍNICO (lux) DE ERVA-MATE PARA AS TEMPERATURAS FIXA E MÉDIA MENSAL	62
11	VALORES MÉDIOS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) EM FUNÇÃO DA LUMINOSIDADE, PA- RA PINHEIRO-BRAVO (T = 22,6°C)	64
12	VALORES MÉDIOS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) EM FUNÇÃO DA LUMINOSIDADE, PARA PINHEIRO-BRAVO (T = média do mês)	65
13	VALORES MÉDIOS MENSAIS DA RESPIRAÇÃO ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) DE PINHEIRO-BRAVO, EM FUNÇÃO DAS TEMPERATURAS FI- XA E MÉDIA DO MÊS	72
14	VALORES MÉDIOS MENSAIS DO PONTO DE COMPENSAÇÃO LU- MÍNICO (lux) DE PINHEIRO-BRAVO PARA AS TEMPERATU- RAS FIXA E MÉDIA MENSAL	73

TABELA

A1	ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA O PESO ESPECÍFICO FOLIAR DE CANJERANA	97
A2	ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE CANJERANA (T = 22,6°C)	97
A3	ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE CANJERANA (T = média do mês)	97
A4	ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A RESPIRAÇÃO DE CANJERANA (T = 22,6°C)	98
A5	ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A RESPIRAÇÃO DE CANJERANA (T = média do mês)	98
A6	ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA O PESO ESPECÍFICO FOLIAR DE ERVA-MATE	99
A7	ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE ERVA-MATE (T = 22,6°C)	99
A8	ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE ERVA-MATE (T = média do mês)	99
A9	ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A RESPIRAÇÃO DE ERVA-MATE (T = 22,6°C)	100
A10	ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA RESPIRAÇÃO DE ERVA-MATE (T = média do mês)	100

TABELA

A11	ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA O PESO ESPECÍFICO FOL- LIAR DE PINHEIRO-BRAVO	101
A12	ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE PINHEIRO-BRAVO (T = 22,6°C)	101
A13	ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE PINHEIRO-BRAVO (T= média do mês)	101
A14	ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A RESPIRAÇÃO DE PINHEI- RO-BRAVO (T = 22,6°C)	102
A15	ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A RESPIRAÇÃO DE PINHEI- RO-BRAVO (T = média do mês)	102
A16	EQUAÇÕES AJUSTADAS PARA ESTIMAR A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (F) EM $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ EM FUNÇÃO DA MÉ- DIA DAS TEMPERATURAS MÍNIMAS MENS AIS (Tmin) EM °C, PARA OS DIFERENTES NÍVEIS DE TEMPERATURA E LUMINOSIDADE TESTADOS (CANJERANA)	104
A17	EQUAÇÕES AJUSTADAS PARA ESTIMAR A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (F) EM $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ EM FUNÇÃO DA MÉ- DIA DAS TEMPERATURAS MÉDIAS MENS AIS (Tmed) EM °C, PARA OS DIFERENTES NÍVEIS DE TEMPERATURA E LUMI- NOSIDADE TESTADOS (CANJERANA)	104
A18	EQUAÇÕES AJUSTADAS PARA ESTIMAR A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (F) EM $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ EM FUNÇÃO DA MÉ- DIA DAS TEMPERATURAS MÁXIMAS (Tmax) EM °C, PARA OS DIFERENTES NÍVEIS DE TEMPERATURA E LUMINOSI- DADE TESTADOS (CANJERANA)	105

TABELA

A19	EQUAÇÕES AJUSTADAS PARA ESTIMAR A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (F) EM $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ EM FUNÇÃO DA MÉDIA DAS TEMPERATURAS MÍNIMAS MENSAIS (Tmin) EM °C, PARA OS DIFERENTES NÍVEIS DE TEMPERATURA E LUMINOSIDADE TESTADOS (ERVA-MATE)	106
A20	EQUAÇÕES AJUSTADAS PARA ESTIMAR A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (F) EM $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ EM FUNÇÃO DA MÉDIA DAS TEMPERATURAS MÉDIAS MENSAIS (Tmed) EM °C, PARA OS DIFERENTES NÍVEIS DE TEMPERATURA E LUMINOSIDADE TESTADOS (ERVA-MATE)	106
A21	EQUAÇÕES AJUSTADAS PARA ESTIMAR A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (F) EM $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ EM FUNÇÃO DA MÉDIA DAS TEMPERATURAS MÁXIMAS MENSAIS (Tmax) EM °C, PARA OS DIFERENTES NÍVEIS DE TEMPERATURA E LUMINOSIDADE TESTADOS (ERVA-MATE)	107
A22	EQUAÇÕES AJUSTADAS PARA ESTIMAR A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (F) EM $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ EM FUNÇÃO DA MÉDIA DAS TEMPERATURAS MÍNIMAS MENSAIS (Tmin) EM °C, PARA OS DIFERENTES NÍVEIS DE TEMPERATURA E LUMINOSIDADE TESTADOS (PINHEIRO-BRAVO)	108
A23	EQUAÇÕES AJUSTADAS PARA ESTIMAR A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (F) EM $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ EM FUNÇÃO DA MÉDIA DAS TEMPETERATURAS MÉDIAS MENSAIS (Tmed) EM °C, PARA OS DIFERENTES NÍVEIS DE TEMPERATURA E LUMINOSIDADE TESTADOS (PINHEIRO-BRAVO)	108

TABELA

A24	EQUAÇÕES AJUSTADAS PARA ESTIMAR A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (F) EM $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ EM FUNÇÃO DA MÉDIA DAS TEMPERATURAS MÁXIMAS MENS AIS (Tmax) EM °C, PARA OS DIFERENTES NÍVEIS DE TEMPERATURA E LUMINOSIDADE TESTADOS (PINHEIRO-BRAVO)	109
-----	---	-----

RESUMO

Neste trabalho são apresentadas algumas informações ecofisiológicas obtidas através do desempenho assimilatório em plantas jovens de canjerana - *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart., erva-mate - *Ilex paraguariensis* St. Hil. e pinheiro-bravo - *Podocarpus lambertii* Kl. em relação a intensidade luminosa e temperatura ambiental. Com auxílio de um analisador de gás infra-vermelho, plantas de 18 meses de idade foram submetidas, durante um período vegetativo, a uma combinação de duas temperaturas (uma fixa, de 22,6°C e outra variável, correspondente a temperatura média em Curitiba referente ao mês em que se fez a avaliação) e a cinco condições de luminosidade (escuridão; 2,2; 15; 25 e 40 klux - equivalente a 0; 30,8; 210; 350 e 560 $\mu\text{E.s}^{-1}\text{.m}^{-2}$). Foram determinadas a fotossíntese líquida, a respiração no escuro, o ponto de compensação lumínico e o coeficiente econômico aparente. O desempenho fotossintético de canjerana e erva-mate confirmam a característica umbrófila destas espécies, assim como a heliofilia de pinheiro-bravo. Os baixos valores do ponto de compensação encontrados para pinheiro-bravo poderiam justificar a ocorrência de regenerações em condições de subosque. Observou-se uma nítida variação anual das taxas de fotossíntese líquida e respiração das plantas, mesmo quando condicionadas a temperatura fixa de 22,6°C. Do montante anual assimilado, 38% ocorre no verão, 27% no outono, 23% na primavera e 12% no inverno, para canjerana. Para erva-mate, 47% ocorre no verão, 23% no outono, 20% na primavera e 10% no inverno. Para pinheiro-bravo, 33% ocorre no verão, 28% no outono, 23% na primavera e 16% no inverno. Baseado no coeficiente econômico aparente, as espécies estudadas mostram-se mais "econômicas" na utilização dos carboidratos quando submetidas a 40 klux. Constatou-se ainda, que os maiores coeficientes ocorrem sempre no inverno. Devido a reduzida capacidade fotossintética apresentada pelas espécies quando avaliadas a 2,2 klux, é aconselhável que os silvicultores adotem medidas adequadas de manejo para assegurar um bom desempenho em condições de regenerações naturais. Como 47% da produção fotossintética anual de erva-mate ocorre no verão, sugere-se intensificar as pesquisas relacionadas a exploração das erva-mates na "safrinha" (dezembro-fevereiro), pois tais valores indicam ser uma prática executada num período desfavorável à espécie.

1 INTRODUÇÃO

Entre as espécies nativas potencialmente aptas ou já utilizadas em reflorestamentos no sul do Brasil, encontram-se a canjerana (*Cabralea canjerana* - MELIACEAE), a erva-mate (*Ilex paraguariensis* - AQUIFOLIACEAE) e o pinheiro-bravo (*Podocarpus lambertii* - PODOCARPACEAE).

A madeira de canjerana, devido a suas características físico-mecânicas e durabilidade, é indicada para construções civis, obras externas e internas, marcenaria, objetos esculpidos e entalhados, taboado em geral, tacos, assoalhos, moirões, etc. É de fácil laminação, obtendo-se lâminas boas e decorativas⁶¹⁻⁶². Seu emprego normalmente é limitado para as regiões de ocorrência natural, não havendo registros oficiais sobre o volume anual de madeira consumida.

A utilização da erva-mate concentra-se fundamentalmente em suas folhas que, após o beneficiamento, são usadas como infusão para o consumo em forma de chá e chimarrão, hábito difundido pelos silvícolas que se tornou uma tradição, principalmente no sul do País.

Os levantamentos mais recentes dão conta de que a produção anual de erva-mate cancheada nos Estados do RS, SC, PR e MS, entre 1980/82, variou de 99.000 a 105.000 toneladas. Parcela dessa produção, cerca de 22.000 toneladas/ano, foi exportada, especialmente para o Uruguai e Chile². Tais valores,

apesar de expressivos, provavelmente foram superados nos anos subseqüentes a julgar pelo consumo de erva-mate no Estado do Rio Grande do Sul onde, em apenas uma década, 1973 a 1983, praticamente dobrou, saltando de 20.700 toneladas/ano para 40.000 toneladas/ano, enquanto que o índice de crescimento populacional foi de 25%*.

A madeira do pinheiro-bravo é indicada para a construção civil leve, marcenaria em geral, trabalhos de arte, caixotaria, brinquedos, lápis, palitos de fósforo, papel e celulose, etc. É de fácil laminação e as lâminas produzidas são de boa aparência. O compensado obtido é de baixa resistência mecânica, indicada para compensados mistos e miolo³⁰. A exemplo da canjerana, não há registros oficiais sobre o volume anual de madeira de pinheiro-bravo consumida.

Destas três espécies só a erva-mate tem sido utilizada em projetos de reflorestamento, tanto em plantios extensivos como em pequena escala. Esta realidade deve-se, por um lado, à impossibilidade de sua substituição por sucedâneas que cumpram a mesma finalidade, o que não acontece com a canjerana e o pinheiro-bravo, desfavorecidas pela introdução de espécies exóticas de rápido crescimento ou mesmo por nativas disponíveis com prestabilidade similar. Por outro lado, a falta de informações sobre a auto-ecologia das espécies nativas inibe qualquer pretensão mais arrojada pelos riscos de um possível insucesso no empreendimento.

O crescimento das plantas, assim como de todos os organismos, é controlado pelas suas características genéticas

* VEJA. Comportamento. 16-10.85, nº 893, p. 83.

e pelo meio em que se encontram. Para que as plantas consigam expressar suas potencialidades genéticas deve-se conhecer o grau de influência das principais fatores ambientais para que, através de medidas adequadas, se obtenha uma melhor resposta silvicultural.

Muitos são os fatores ambientais que regulam direta ou indiretamente o crescimento das plantas, condicionando complexos procesos fisiológicos. Dentre eles destacam-se a luz e a temperatura, fatores essenciais no desempenho das plantas que servem como critério tanto na implantação de povoamentos como na seleção e determinação de tratos silviculturais para a condução de regenerações ou de povoamentos já implantados.

O objetivo desse trabalho é apresentar informações ecofisiológicas, através da análise do padrão de variação anual de troca gasosa de CO_2 de canjerana, erva-mate e pinheiro-bravo em relação à luz e à temperatura, como subsídio às decisões para o manejo silvicultural destas espécies.

2 REVISÃO DA LITERATURA

Embora o desempenho das plantas dependa de inúmeros fatores climáticos, edáficos e biológicos, a revisão a seguir reúne somente informações ligadas aos fatores luz e temperatura, em concordância com os objetivos determinados no presente trabalho.

2.1 FATOR LUZ E O CRESCIMENTO DAS PLANTAS

Os efeitos da luz sobre o crescimento das plantas dependem de sua intensidade, qualidade espectral ou comprimento de onda e duração ou periodicidade (MAYER *et alii*⁵¹, KRAMER & KOZLOWSKI³⁴⁻⁵, ANDRAE¹, WHATLEY & WAHTLEY⁷⁰). A variação em qualquer destas características pode modificar o crescimento, quer quantitativamente quer qualitativamente (KRAMER & KOZLOWSKI³⁵).

As variações de intensidade, especialmente as da luz do Sol, são quase sempre acompanhadas por pequenas variações da qualidade da luz. De um modo geral, porém, as diferenças de intensidade têm, em condições naturais, efeitos mais significativos sobre o crescimento que as diferenças de qualidade de luz (MEYER *et alii*⁵¹).

As plantas adaptam-se de muitas maneiras em seu metabolismo, forma e desenvolvimento à intensidade e qualidade

predominantes de radiação de que dispõem em seu lugar de crescimento (LARCHER³⁹).

A intensidade de luz afeta o crescimento por seus efeitos diretos sobre a fotossíntese, a abertura estomática e a síntese de clorofila (KRAMER & KOZLOWSKI³⁵). Para a maioria das espécies, intensidades relativamente altas de luz origina entrenós mais curtos, plantas de menor porte e de folhas menores, mas com peso de matéria seca, um sistema radicial e uma produção de flores e frutos maiores do que intensidades mais fracas. Quando a intensidade de luz vai aumentando até atingir 100% da luz do dia, muitas espécies mostram um correlativo aumento de crescimento em termos de acréscimo de matéria seca, desde que nenhum outro fator seja limitante. Por outro lado, para as espécies tolerantes, altas intensidades luminosas provocam reações de retardo, e só atingem o seu máximo desenvolvimento sob condições consideravelmente inferiores às da plena luz do dia (MEYER *et alii*⁵¹).

LOGAN⁴⁵⁻⁶, comparando o crescimento em mudas de muitas espécies de gimnospermas e angiospermas com luminosidades total e parciais (45, 25 e 13% da luz do dia), constatou que um sombreamento excessivo reduz o crescimento de gimnospermas mais acentuadamente que o de angiospermas.

SHAFIQ *et alii*⁶⁵ verificaram, com mudas de 6 meses de idade, que *Pinus brutia* Ten. e *Cupressus sempervirens* L. apresentaram altura e peso superiores quando os indivíduos eram condicionados à intensidade acima de 25% da luz do dia. No entanto, a altura de *Casuarina equisetifolia* L., após um ano, não foi afetada pelos diferentes níveis de sombreamento, mas o peso mostrou-se superior quando a 100% de luminosidade.

FERREIRA *et alii*¹⁴, estudando o efeito do sombreamento na produção de mudas em viveiro, em regimes de 100, 75, 50 e 30% da luz do dia, para *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong., *Pelthoporum dubium* (Spreng.) Taub., *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake e *Hymenaea stigonocarpa* Mart., recomendaram a não utilização de sombreamento.

INOUE & TORRES²⁹ comentam que, para *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze., crescendo sob intensidades luminosas de 100, 71, 45, 25, 9, 6 e 2% em relação à plena luz do dia, as maiores alturas foram observadas em plantas crescendo entre 25 e 9%, enquanto que a maior produção de matéria seca foi alcançada em plantas sob céu aberto e sob 71 e 45%.

Estudos ecofisiológicos com mudas de 6 meses de *Ilex paraguariensis* St. Hil. mostraram um melhor comportamento em condições de sombreamento entre 15 e 50% da plena luz do dia, quando comparada com 75 e 100% de luminosidade. Tal comportamento foi verificado para todos os parâmetros analisados, ou seja, sobrevivência, altura, peso de matéria seca total, aérea e radicial (GALVÃO¹⁷).

2.1.1 Influência da intensidade luminosa na fotossíntese

A luz é o fator ambiental mais importante para a assimilação. Como na escuridão não há fotossíntese o dióxido de carbono produzido pela respiração é liberado pelas folhas. Com o aumento da intensidade luminosa as plantas atingem o ponto de compensação, no qual a captação de CO₂ pela fotossíntese se equilibra com o eliminado pela respiração, sem que ocorra permuta líquida de gás entre as folhas e a atmosfera. O ponto de compensação varia com a espécie, genótipo, tipo

de folha (folhas umbrófilas têm um ponto de compensação inferior ao das folhas heliófilas), idade da folha (folhas jovens têm um ponto de compensação mais alto que as maduras), concentração de CO_2 e temperatura. Com luz adicional, acima do ponto de compensação, a fotossíntese aumenta e é proporcional à intensidade de luz até que ocorra a saturação lumínica, após o que a taxa de fotossíntese torna-se mais ou menos constante. Para muitas espécies, intensidades de luz muito elevadas podem provocar um declínio na fotossíntese (KRAMER & KOZLOWSKI³⁵, LEVITT⁴³).

Dos valores da iluminância disponível de 70 a 85 klux (ou até 120 klux), as plantas nativas da Europa só podem aproveitar uma parte, entre 20 e 35 klux. Para muitas espécies são suficientes 7 a 15 klux para alcançar 3/4 dos valores máximos da fotossíntese. As espécies da floresta pluvial tropical, mesmo sob condições diversas, comportam-se de maneira não muito diferente das de zona temperada (LYR *et alii*⁴⁸).

Em seu estudo sobre a sobrevivência de *Picea engelmannii* Engelm., RONCO⁶³ concluiu que as plantas tolerantes têm uma saturação luminosa a 1/3 da radiação total. Para estas plantas a luminosidade é um fator limitante para a sobrevivência. Já em *Pinus contorta* Dougl., definida como uma espécie intolerante, não foi constatada saturação luminosa mesmo a 130 klux, não tendo, portanto, efeito sobre a sobrevivência após o plantio a céu aberto.

Segundo KRAMER & DECKER*, citado por BORMAN³, para mudas de *Pinus taeda* L. com dois anos de idade, sob condições

* KRAMER, P.J. & DECKER, J.P. Relation between light and rate of photosynthesis of loblolly pine and certain hardwoods. Plant.Physiol., 19:350-358, 1944.

constantes e favoráveis de umidade e temperatura, a fotossíntese líquida aumenta com o aumento da intensidade luminosa, sendo que uma modificação da intensidade de luz de 50 klux para 100 klux produz um aumento significativo na fotossíntese líquida.

FURUKAWA¹⁵ verificou para *Populus nigra* x *maximowizii* que os maiores valores de fotossíntese líquida foram obtidos a 25 klux e a uma temperatura de 25°C. Já *Populus euramericana* (Dode) Guinier a saturação lumínica ocorreu a 20 klux, com um ponto de compensação lumínico de ca. 1000 lux.

GOLAMAZOVA¹⁸, estudando mudas de *Picea abies* (L.) Karst. *Pinus sylvestris* L., *Pinus sibirica* Mayr. e *Larix sibirica* Ledebour, com 4 anos de idade, verificou que a saturação luminosa se manifesta a 20 e 30 klux para as duas primeiras espécies respectivamente e a 40 klux para as demais. Para *Betula alleghaniensis* Britton, com a mesma idade, LOGAN⁴⁷ determinou que a saturação luminosa para as folhas heliófilas se processa acima de 45 klux.

SEITZ⁶⁴, trabalhando com mudas de *Piptocarpha angustifolia* Dusén, constatou que a saturação luminosa sobrevém a 30 klux a uma temperatura de 20°C e umidade relativa de 70%.

Segundo GALVÃO¹⁶, *Enterelobium contortisiliquum* (Vell.) Morong. caracteriza-se por ser uma espécie heliófila no estágio juvenil, sob o ponto de vista da saturação (acima de 40 klux) e compensação lumínica (acima de 1000 lux) da fotossíntese líquida.

Através da análise do desempenho assimilatório, INOUE & GALVÃO²⁵ verificaram para *Mimosa scabrella* Benth., *Peltophorum*

dubium (Spreng.) Taub. e *Schinus terebinthifolius* Radl. que a saturação lumínica ocorre acima de 40 klux. Já para *Matayba elaeagnoides* Radl. manifesta-se a 15 klux.

INOUE²⁷, investigando a influência da luz em *Cedrela fissilis* Vell., cultivadas em casa de vegetação com 3 níveis de luminosidade, concluiu que mudas mantidas a 2,5% da luz do dia apresentaram um efetivo aproveitamento fotossintético à baixa intensidade de luz (entre 1,6 a 11 klux). Contrariamente, sua capacidade fotossintética diminui à intensidades de 21 a 30 klux. A fotossíntese de plantas cultivadas ao sol não decresceu, mesmo à intensidade de 40 klux. Isto demonstra a adaptabilidade dessa espécie às condições de luz disponível.

Em mudas de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze., cultivadas sob diferentes níveis de sombreamento no viveiro, foi observado que a taxa fotossintética ascende com o aumento da intensidade luminosa. Plantas cultivadas à plena luz e a 71% demonstraram um acréscimo linear da fotossíntese até a máxima luminosidade testada (40 klux), mostrando uma adaptação fisiológica às condições de luz intensa, em que o ponto de saturação luminosa situa-se acima de 40 klux. Por outro lado, as plantas cultivadas sob forte sombra, 25 e 2% da luz do dia, apresentaram um maior índice de capacidade fotossintética em todas as luminosidades testadas (2, 15, 25 e 40 klux). As curvas apresentaram uma inflexão entre 15 e 25 klux, demonstrando que o ponto de saturação lumínico da fotossíntese líquida pode estar pouco acima de 40 klux. Entretanto, sob o ponto de vista de produção fotossintética por planta, as condições precárias de luz (abaixo de 25% da luz do dia) podem afetar negativamente o crescimento das mesmas (INOUE *et alii*²⁴).

2.1.2 Influência da intensidade luminosa na respiração

Os efeitos da luz sobre a respiração são geralmente indiretos, devido à relação do aumento da luz com o da temperatura, à influência sobre os substratos oxidáveis da fotossíntese e à influência sobre a hidrólise de alimentos de reserva em substratos respiratórios imediatos. O efeito da luz na abertura estomática pode ter uma certa ação na respiração (KRAMER & KOZLOWSKI³⁴).

Apesar de inúmeros investigadores considerarem a luz como um fator que pode aumentar ou diminuir a respiração das plantas, os efeitos da luz devem, com raras exceções, ser interpretados como influências indiretas (MEYER *et alii*⁵¹).

2.2 FATOR TEMPERATURA E O CRESCIMENTO DAS PLANTAS

A maioria dos processos fisiológicos é dependente da temperatura. Quando as temperaturas são baixas a atividade molecular é lenta e a energia disponível é quase sempre inadequada para a manutenção dos processos bioquímicos essenciais envolvidos no crescimento. Baixas temperaturas também reduzem a permeabilidade das membranas e aumentam a viscosidade protoplasmática. Quando as temperaturas tornam-se excessivamente altas, a atividade molecular pode tornar-se tão rápida que as enzimas que controlam os processos metabólicos são desnaturadas ou inativadas (KRAMER & KOZLOWSKI³⁵).

A redução na taxa de crescimento devido às altas temperaturas pode estar associada com a transpiração excessiva e às altas taxas de respiração, que causam um esgotamento desnecessário dos carboidratos (KRAMER & KOZLOWSKI³⁵).

Normalmente o crescimento é intensificado com o aumento da temperatura até atingir uma temperatura crítica para uma dada espécie, após o que, declina rapidamente (KRAMER & KOZLOWSKI³⁴).

A amplitude de variação da temperatura compatível com o crescimento varia de espécie para espécie. Dentro desta amplitude existe uma temperatura ótima, cujo valor dependerá também de outras condições que controlam o crescimento (STREET & ÖPIK⁶⁸, KRAMER & KOZLOWSKI³⁴, MEYER *et alii*⁵¹). A temperatura ótima varia para diferentes órgãos da planta e altera-se conforme a idade da mesma. No entanto, os limites de temperatura para o crescimento de uma planta são menores do que os limites de temperatura para os processos individuais (STREET & ÖPIK⁶⁸).

2.2.1 Influência da temperatura na fotossíntese

Segundo KRAMER³³, para a fotossíntese, a temperatura ótima é inferior à da respiração e com o aumento da temperatura há um decréscimo da fotossíntese líquida devido ao aumento da respiração. Esse aumento de temperatura induz a um acréscimo na transpiração e frequentemente produz um déficit de saturação nas folhas com conseqüente fechamento de estômatos, redução na captação de CO₂, e com isto, um decréscimo na fotossíntese.

O efeito da temperatura na assimilação de CO₂ é coberto por outros fatores ambientais, especialmente pela intensidade luminosa, teor de CO₂ no ar, disponibilidade de água e tempo. Sua influência torna-se maior sob condições extremas.

Conforme MEYER *et alii*⁵¹, quando o CO₂, a luz ou qualquer outro fator não é limitante para a fotossíntese, a taxa a que este processo se realiza aumenta com o aumento da temperatura até um certo ponto, que varia de uma espécie para outra. Um aumento adicional da temperatura origina um declínio rápido da taxa de fotossíntese, essencialmente como consequência de efeitos perniciosos das altas temperaturas sobre o protoplasma.

A fotossíntese de plantas lenhosas ocorre numa ampla faixa de temperatura, manifestando-se desde próximo ao ponto de congelamento até ca. 40°C. No entanto, a amplitude específica depende da idade da planta, origem e estação do ano. Para a maioria das espécies de zona temperada as taxas de fotossíntese aumentam desde o ponto de congelamento até atingir um máximo em torno de 15 a 25°C. Para espécies tropicais a temperatura mínima para a fotossíntese é de vários graus acima do ponto de congelamento e a ótima encontra-se acima de 25°C (KRAMER & KOZLOWSKI³⁵, MOTTA⁵⁵). Por outro lado, é importante registrar que a temperatura do ar nem sempre é igual à temperatura das folhas ou vice-versa. PARKER⁵⁸ comenta que foram observados para várias espécies de *Pinus* diferenças de 2 a 10°C, sugerindo até 17°C entre a temperatura do ar e a temperatura na qual a fotossíntese estava ocorrendo no âmbito das folhas.

ZELAWSKI & KUCHARSKA⁷¹ observaram que mudas de 1 ano de *Pinus sylvestris* L. levam vários dias para atingir uma estabilidade nas taxas de fotossíntese, quando mantidas a baixas temperaturas, durante o período do inverno e posteriormente transferidas para condições controladas com temperatura

favorável. Esta tendência prevaleceu durante todo o período de investigação (9 dias), embora as taxas de incremento da fotossíntese tornaram-se gradativamente mais baixas.

TRANQUILINI*, citado por ANDRAE¹, constatou que a fotossíntese líquida de plântulas de *Pinus cembra* L. progrediu de forma contínua até um máximo observado entre 10°C e 15°C e baixou daí em diante com o aumento da temperatura. Aproximadamente a 35°C as folhas liberavam CO₂ indicando que a esta temperatura a respiração excedia à fotossíntese.

DECKER¹⁰ mostra que a taxa de fotossíntese para mudas de *Pinus resinosa* Aiton. e *Pinus taeda* L. medida a 48,4 klux atinge um máximo entre 20°C e 30°C, provavelmente mais próximo a 20°C e esta decresce 45% quando a temperatura aumenta de 30°C para 40°C.

Gynandropsis gynandra (L.) Briq. e *Amaranthus lividus* L. requerem altas temperaturas (30°C a 45°C) para atingir a fotossíntese máxima, no entanto *Crotalaria brevidens* Benth. requer temperaturas de 15°C a 25°C para cumprir a mesma função (IMBAMBA & TIESKEN²³). Para *Artemisia tridentata* Nutt., um arbusto de estepes frias dos Estados Unidos, sob luminosidade constante, a maior taxa de assimilação líquida é alcançada a 20°C (DEPUIT & CALDWELL¹¹).

Para *Populus nigra* x *maximowizii*, foi verificado que a temperatura ótima encontra-se próxima a 25°C e que acima de 40°C a taxa de fotossíntese atinge valores próximos a zero (FURUKAWA¹⁵).

* TRANQUILINI, W. Die Bedeutung des Lichtes und der Temperature für die Kohlensäureassimilation von *Pinus cembra* Jungwachs an einem hochalpinen Standort. Planta, 46: 154-178, 1955.

Para mudas de *Picea sitchensis* (Bong.) Carr., NIELSON *et alii*⁵⁶ verificaram que a temperatura mínima para a fotossíntese foi de -6°C e a máxima 45°C , situando-se a ótima em torno de 19°C .

INOUE²⁷, trabalhando com *Cedrela fissilis* Vell., constatou que à baixa intensidade luminosa (entre 5 e 15 klux) os maiores valores da capacidade fotossintética foram observados à temperatura de 15°C , enquanto que à mesma temperatura e a 40 klux a fotossíntese líquida foi menor em relação às demais temperaturas (25°C e 30°C). Estes resultados, conforme o autor, confirmam as afirmações de WEBER* que para cada temperatura existe uma curva ótima. No presente caso, os maiores valores da capacidade fotossintética para a espécie foram alcançados à temperatura de 25°C , percorrendo um ótimo entre 15 e 40 klux. Resultados semelhantes foram obtidos por HARI & LUUKKANEN²⁰ com *Alnus incana* (L.) Moench, que apresentou uma maior fotossíntese a 22°C que a 32°C .

Para mudas de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong., o melhor desempenho foi observado a 22°C , quando submetidas a intensidades de luz entre 10 e 40 klux. No entanto, sob baixas intensidade luminosa (2 klux) a maior taxa fotossintética foi registrada a 15°C (GALVÃO¹⁶).

2.2.2 Influência da temperatura na respiração

Em contraposição à assimilação de CO_2 , que depende da interação complexa dos fatores externos, a respiração depende, em sua maior parte, sob condições naturais, da temperatura.

* WEBER, W. Biologie in Stichworten. II. Botanik. Kiel, Verlag Ferdinand Hirt, 1972.

Segundo MEYER *et alii*⁵¹, o coeficiente de vant'Hoff (Q_{10}) da respiração dos tecidos vegetais entre temperaturas de 10°C e 30°C tem normalmente um valor que oscila entre 2 e 2,5. Acima de 30°C os valores Q_{10} para a respiração são difíceis de serem determinados com precisão, devido ao efeito do "fator tempo". A natureza do "fator tempo", que vai progressivamente se tornando mais eficiente em reduzir a taxa respiratória à medida que a temperatura vai subindo, é desconhecida.

DECKER¹⁰ comenta que o crescimento da planta pode ser, a temperaturas elevadas, seriamente prejudicado por uma respiração excessiva, uma vez que a temperatura mais favorável para a fotossíntese é usualmente mais baixa que a mais favorável para a respiração. O aumento da temperatura de 20°C para 40°C resultou em uma respiração três vezes maior para *Pinus resinosa* Aiton e *Pinus taeda* L.. Isto diminui a capacidade destas espécies no que diz respeito à acumulação de carboidratos, já que o quociente entre a fotossíntese e a respiração passou de 13 para 3 com o aumento da temperatura de 20°C para 40°C. Foram observados comportamentos semelhantes de respiração para *Piptocarpha angustifolia* Dusén, com o aumento de 15°C para 30°C (SEITZ⁶⁴), assim como para *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong., com idêntico aumento (GALVÃO⁶).

2.3 VARIAÇÃO SAZONAL DA FOTOSSÍNTESE

Há pelo menos três parâmetros fisiológicos que são importantes quando relacionados ao crescimento das plantas: ta-

xas de respiração e fotossíntese; distribuição de assimilados; duração do crescimento ativo ou padrão sazonal da assimilação. Em contraste com a taxa fotossintética, a distribuição relativa de assimilados e a duração-intensidade da assimilação têm sido negligenciados nos estudos de produção de matéria seca (LEDIG⁴¹).

O aspecto sazonal da captação de CO_2 é muito mais importante em árvores do que em culturas agrícolas, porque a maioria das culturas agrícolas é de ciclo curto enquanto as árvores devem conviver com as variações das condições ambientais experimentadas ao longo do ano (LARCHER³⁹).

Sob condições de temperatura padrão, tais como 20°C ou 25°C , muitas espécies perenes de zona temperada do hemisfério norte, tanto gimnospermas como angiospermas, têm um padrão sazonal de fotossíntese caracterizado por uma baixa capacidade de captação de CO_2 no inverno, um rápido aumento na primavera para atingir um máximo próximo a junho, mantendo as altas taxas até setembro ou outubro. Em contraste, gimnospermas e angiospermas decíduas atingem a máxima capacidade em julho ou início de agosto, seguindo um declínio constante até próximo a zero na metade de outubro (LARCHER³⁹).

Por sua vez KRAMER & KOZLOWSKI³⁴ comentam que as mudanças na capacidade fotossintética são mais graduais em gimnospermas que em angiospermas decíduas. Como a temperatura aumenta na primavera e as geadas são menos freqüentes, a capacidade fotossintética das gimnospermas aumenta gradualmente. As taxas também declinam de forma gradual no outono. Para as angiospermas decíduas, a fotossíntese é acelerada na primavera com a reposição das folhas, mantém-se alta durante o verão e declina bruscamente no final desta estação, quando as folhas

senescem e atinge a zero com a abscisão.. No entanto, as taxas de fotossíntese de uma planta, assim como o seu padrão sazonal, freqüentemente variam de ano para ano, devido às diferenças de área foliar e às condições climáticas.

Se uma espécie mantém altas taxas de fotossíntese no final do outono em relação a outra ou alcança o ápice das taxas mais cedo na primavera ou as mantém a níveis significantes no inverno, ela terá uma vantagem real no acúmulo de matéria seca em relação as demais. Esta situação foi observada por NEGISI*, citado por LEDIG⁴¹, quando comparou *Cryptomeria japonica* D.Don. com *Pinus densiflora* Sieb. & Zucc.. Neste estudo, verificou que o pico da taxa de fotossíntese é maior em *Cryptomeria japonica* que em *Pinus densiflora* durante o verão. Por outro lado, *P. densiflora* apresenta taxas mais altas no início da primavera e as mantém razoáveis no outono e durante o inverno. Isto faz com que ambas as espécies cresçam de uma forma similar ao longo do ano.

As diferenças sazonais em relação a fotossíntese são observadas para muitas espécies. MCGREGOR & KRAMER⁵² verificaram que mudas de *Pinus taeda* L. e *Pinus strobus* L. mantidas ao ar livre, embora trazidas a intervalos regulares ao longo do ano ao laboratório para medição da fotossíntese sob condições de temperatura e luminosidade padronizadas, apresentaram nítida variação sazonal. As taxas de fotossíntese por planta, de ambas as espécies, aumentaram lentamente de fevereiro até abril e a partir daí subiram bruscamente, declinando durante o outono

* NEGISI, K. Photosynthesis, respiration and growth in one year old seedlings of *Pinus densiflora*, *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa*. Bull. Tokyo Univ. For., nº 62, 1966. 115 p.

e inverno. As taxas máximas de *P. taeda* foram registradas em setembro, após o que declinaram acentuadamente. As taxas máximas para *P. strobus* ocorreram no período de julho a setembro, com um declínio visivelmente mais gradual.

BORDEAU⁵ avaliou a troca gasosa de CO₂ sob condições constantes de luz e temperatura durante um ano em *Picea excelsa* Link. e *Picea pungens* Engelm.. As taxas de fotossíntese tornaram-se positivas para ambas as espécies em junho e atingiram valores máximos no final da estação de crescimento, em outubro e novembro, após o que foram reduzidas a valores negativos, próximas a zero. Esta situação manteve-se até março, quando as taxas começaram a aumentar e na metade de abril atingiram níveis comparáveis às máximas observadas no outono do ano anterior.

MOORE *et alii*⁵⁴, estudando *Rhizophora mangle* L.; *Laguncularia racemosa* Gaertn. e *Avicennia germinans* L., verificaram mudanças consideráveis na fotossíntese ao longo do ano. *R. mangle* mostrou-se muito mais instável que as demais, embora o pico da taxa de fotossíntese, para as três espécies tenha ocorrido de maio a outubro.

STEINHÜBEL & HALÁS⁶⁷ observaram que as espécies a seguir apresentam diferentes períodos de incremento de matéria seca ao longo do ano: *Ligustrum vulgare* L. 5 1/2 meses, *Lonicera fragrantissima* Lindl. 7-10 meses, *Quercus turneri* v. *pseudoturneri* Henry 8-11 meses. Estes períodos são resultantes da longevidade das folhas, que são menores do que 12 meses. Para espécies perenes, como *Prunus laurocerasus* L., cuja longevidade das folhas é superior a 3 anos, o período positivo é praticamente o ano todo, principalmente quando condicionada

a invernos favoráveis. No entanto, verificaram variações ao longo do ano, independente da espécie considerada, apresentando altas taxas no verão e baixas ou inexistentes durante o inverno.

LEDIG & BOTKIN⁴² comentam que, no final da primavera ou início do verão, *Larix sibirica* Ledebour tem as mais altas taxas de fotossíntese. Entretanto, estas começam a decrescer em agosto e continuam a reduzir-se durante o outono, atingindo níveis negativos no inverno.

HAN & SUZAKI¹⁹, investigando *Fagus crenata* Blume, constataram que a taxa de fotossíntese de folhas heliófilas e umbrófilas aumentaram de abril até o final de julho e decresceram até o final de outubro, no hemisfério norte. Resultado similar foi observado para *Quercus robur* L. (TAIRBEKOV & STARZECKI⁶⁹).

BORDEAU⁵, analisando o comportamento de coníferas sempreverdes, comenta que possivelmente a baixa eficiência fotossintética no início do inverno se deva às baixas temperaturas mínimas, já que mudas mantidas ao ar livre ao serem trazidas para uma casa de vegetação e submetidas a um regime de temperatura acima de 15°C, restabelecem os níveis de eficiência fotossintética. Comenta ainda que o fotoperíodo não exerce um efeito aparente e que a redução da capacidade fotossintética pode estar relacionada ao declínio do conteúdo de clorofila, às mudanças na viscosidade do protoplasma e a outras modificações associadas ao rigor do inverno. Observa que em mudas mantidas em casa de vegetação também ocorre uma redução na eficiência fotossintética nos meses correspondentes ao inverno,

porém não tão acentuada quanto as verificadas em mudas mantidas ao ar livre. Sugeriu, no entanto, que este ligeiro declínio ocorrido em mudas sob condições favoráveis se deve ao ritmo endógeno das mesmas.

Conforme LOUSTALOT *et alii**, citado por LEDIG⁴⁰, a variação sazonal da troca gasosa de CO₂ é afetada por fatores edáficos bem como micro climáticos. Exemplificam que o declínio da taxa de fotossíntese foi maior para mudas de *Aleurites fordii* Hems. crescendo sob baixos níveis de nitrogênio, quando comparados a níveis altos deste elemento no solo. Da mesma forma plantas que crescem na sombra mantêm altas taxas de fotossíntese no final do outono em comparação com plantas crescendo a céu aberto.

Segundo KUNSTLE³⁸, a intensidade luminosa requerida para obter uma taxa fotossintética ótima, modifica-se no decorrer do período vegetativo. Nesse sentido observou em brotos de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco uma saturação luminosa em junho aos 40 klux e em setembro, para uma fotossíntese três vezes maior, a saturação luminosa foi alcançada somente aos 80 klux. Aparentemente, conclui o autor, a necessidade de luz aumenta com o aumento da taxa fotossintética à medida que se encaminha para o verão.

2.4 VARIAÇÃO SAZONAL DA RESPIRAÇÃO

Existe uma marcada variação sazonal nas taxas de respiração das plantas, as quais estão relacionadas com a tempe-

* LOUSTALOT, A.J.; GILBERT, S.G. & DROSDOFF, M. The effect of nitrogen and potassium levels in tung seedlings on growth, apparent photosynthesis and carbohydrate composition. Plant Physiol., 25:394-412, 1950.

ratura ambiental e a atividade fisiológica da planta (KRAMER & KOZLOWSKI³⁵).

Conforme MITSCHERLICH⁵³, devido a ação predominante da temperatura na respiração, o curso da respiração das plantas, durante o ano, acontece como durante o decorrer do dia. Na primavera, com temperaturas até 15°C a respiração é baixa, à semelhança do que ocorre pela manhã; no verão, com temperaturas de 15°C a 24°C, comporta-se como a parte mais próxima do meio-dia, e, em pleno verão, com temperaturas acima de 25°C, como nos dias quentes e claros, alcança o valor máximo.

BORDEAU⁵ verificou em mudas de *Tsuga canadensis* (L.) Carr. cultivadas e mantidas em casa de vegetação e ao ar livre, que para ambas as situações as taxas de respiração foram similares de novembro a fevereiro com um ligeiro declínio, não significativo. Na primavera, por outro lado, a respiração das plantas cultivadas ao ar livre foi estatisticamente mais alta que as de casa de vegetação. Comenta ainda que isto pode ter ocorrido em função do alto conteúdo de carboidratos nas plantas ao ar livre já que, em geral, baixas temperaturas favorecem a transformação de amido em açúcar. Além disto, ao mesmo tempo, as plantas de casa de vegetação emitiram novos brotos, talvez para obter reservas para o próximo período de crescimento.

2.5 INFORMAÇÕES ECOLÓGICAS DAS ESPÉCIES ESTUDADAS

2.5.1 *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart.

A canjerana é uma espécie comum no Brasil, desde o Rio de Janeiro até o Rio Grande do Sul, ocorrendo em países vizi-

nhos como o Paraguai e Argentina (Misiones e Corrientes) (HUECK²², PENNINGTON⁵⁹).

Ocorre em quase todo o Estado do Rio Grande do Sul, sendo freqüente ou mesmo abundante sobretudo na floresta latifoliada do Alto Uruguai e nas florestas das fraldas da Serra Geral na região da Depressão Central. Ocorre também na Bacia Superior do Itaqui, nos subosques dos pinhais, situados em altitudes de até 800-900 metros, bem como na Serra do Sudeste. É rara na floresta pluvial da Encosta Atlântica (REITZ *et alii*⁶²).

No Estado de Santa Catarina apresenta uma ampla e significativa dispersão, principalmente no oeste catarinense, ocorrendo não só na mata latifoliada como também nas submatas dos pinhais mais desenvolvidas. Na mata pluvial da Encosta Atlântica é pouco freqüente e geralmente de um porte menor. Igualmente ocorre como pequena árvore nas planíceis quaternárias situadas no litoral norte (REITZ *et alii*⁶¹).

No Paraná tem sido observada na região da floresta pluvial tropical do norte do Estado, na floresta pluvial subtropical do oeste, como componente das florestas com araucária e com elevada abundância na Encosta Atlântica da Serra do Mar, sendo rara na planície litorânea deste Estado (INOUE *et alii*³⁰).

A canjerana é uma das espécies companheiras mais típicas e mais comum da mata subtropical das Bacias do Paraná e Uruguai, apresentando vitalidade bastante equilibrada em diversos tipos de mata, onde pode ser encontrada como árvore velha, adulta e com inúmeros exemplares jovens, garantindo assim sua posição sociológica dentro das comunidades. Verifica-se ainda uma agressividade pronunciada nos capoeirões e

matas secundárias, demonstrando um grande potencial de regeneração e de dinamismo nas associações secundárias, fato importante na silvicultura das espécies nativas (REITZ *et alii*⁶¹⁻²).

Esta espécie apresenta um ótimo crescimento em encostas de vales, base de encostas e outras partes do relevo que são beneficiadas por boas condições hídricas. Torna-se muito freqüente sobretudo em solos úmidos e profundos, motivo pela qual é mais abundante em terrenos planos de planícies aluviais ou em solos pouco ondulados, assim como nas chapadas, onde a drenagem se processa de forma lenta. Nos terrenos mais acidentados ou rochosos, de um modo geral, é bastante rara, podendo mesmo estar ausente. Nos subosques dos pinhais, situados em topografia ondulada, torna-se igualmente abundante (REITZ *et alii*⁶²).

As mudas são bastante sensíveis a geadas, motivo pelo qual devem ser protegidas (CARVALHO⁷, REITZ *et alii*⁶¹⁻²).

A canjerana é disseminada por pássaros e regenera com facilidade, tanto no interior de florestas densas como em clareiras e capoeiras, conferindo-lhe vitalidade apreciável, com boas tendências ao manejo e condução da regeneração natural, devendo ser observada e experimentada naquelas áreas onde se encontra já estabelecida, assim como é recomendado o seu cultivo em programas de enriquecimento e adensamento de florestas secundárias e mesmo em reflorestamento a céu aberto (INOUE *et alii*³⁰).

2.5.2 *Ilex paraguariensis* St. Hil.

A erva-mate é uma espécie originária da América da Sul de uma ampla região compreendida entre 12° e 35° de latitude

Sul e 40° e 65° de longitude Oeste, dentro da qual se pode definir uma área menor, delimitada pelos paralelos 18° e 30° e os meridianos 47° e 58° , onde sua presença é mais freqüente (KRICUN³⁶).

Além do Brasil, sua distribuição abrange Argentina, Paraguai, Uruguai, Colômbia, Bolívia, Peru e Equador. No Brasil encontra-se em formações naturais e ambiente ecológico peculiar determinado pelos rios Paran , Paraguai e Uruguai, sempre em associa es evolu das com o pinheiro-brasileiro (REITZ *et alii*⁶¹⁻²).

No Estado do Rio Grande do Sul, a erva-mate est  dispersa pelo planalto meridional, sobretudo no planalto oriental. Em sentido noroeste penetra na floresta latifoliada do Alto Uruguai (REITZ *et alii*⁶²). Ocorre mais raramente na Depress o Central e Serra do Sudeste.

Em Santa Catarina habita principalmente o Planalto, nas zonas dos pinhais (REITZ *et alii*⁶¹).

No Paran  encontra-se distribu da em toda a  rea de ocorr ncia natural do pinheiro-brasileiro. Ocorre tamb m de maneira esparsa e rara na Floresta Pluvial Atl ntica da mesma forma no extremo sudoeste paranaense, em Floresta Pluvial Subtropical (INOUE *et alii*³⁰).

  uma esp cie umbr fila e seletiva higr fila, crescendo preferencialmente nas associa es mais evolu das dos pinhais, onde predominam *Ocotea porosa* (Nees) L. Barroso (imbuia) e *Sloanea lasiocoma* K. Schum. (sapopema), sendo menos freq ente nas associa es caracterizadas pela *Ocotea pulchella* Mart. (canela-lageana) (EDWIN & REITZ¹²).

Apesar de ser uma espécie de sombra com poucos exemplares jovens nas submatas dos imbuiais, regenera-se facilmente com o raleamento dos estratos arbóreo, arbustivo e herbáceo. Assim, as sementes dispersas pelos pássaros encontram ambiente mais favorável para a germinação e desenvolvimento. Esta prática de adensamento vem sendo muito usada em ervais nativos nos diferentes Estados de ocorrência (EDWIN & REITZ¹², REITZ *et alii*⁶¹).

Prefere solos profundos, bem drenados, ácidos ou ligeiramente ácidos, medianamente férteis com boa disponibilidade hídrica. KRICUN³⁶, referindo-se a fertilidade do solo, comenta que o rendimento da espécie está mais ligado à disponibilidade de nitrogênio do solo que a de fósforo e potássio.

CORVELLO⁹, estudando mudas de regeneração natural, verificou que o aproveitamento das mesmas em plantio de enriquecimento deve passar por um período de adaptação em viveiro. Neste particular, mudas de porte médio (50 cm de altura) apresentaram uma sobrevivência e uma melhor média de incremento a campo, superando as mudas de porte pequeno (25 cm) ou mesmo aquelas consideradas grandes (75 cm).

Todas as mudas de regeneração utilizadas em plantio direto na forma de raiz nua foram mal sucedidas, mostrando taxas de sobrevivência e incremento em altura muito inferiores às condicionadas em viveiro (CORVELLO⁹).

Para plantios a céu aberto, as mudas devem ser protegidas das geadas tardias e da insolação direta. Para tanto, são comumente utilizados restos de laminação (taboinhas) ou palha, principalmente no lado norte onde a ação dos raios solares é mais intensa (FERREIRA FILHO¹³, INOUE *et alii*³⁰).

2.5.3 *Podocarpus lambertii* Kl.

As matas com pinheiro-bravo ocorrem desde Minas Gerais até o Rio Grande do Sul (INOUE *et alii*³⁰). Neste Estado é abundante na Serra do Sudeste onde juntamente com *Scutia buxifolia* Reissek. (coronilha) e *Quillaja brasiliensis* Mart. (pau-sabão) contribui na fitofisionomia da vegetação arbórea aberta do tipo parque. Em vários locais torna-se uma das dominantes. Encontra-se também difundida pelos subosques dos pinhais e nos capões dos campos do Planalto (REITZ *et alii*⁶², RAMBO⁶⁰).

É uma espécie dispersa no 1º e 2º planalto paranaense, limitada a leste pela Serra do Mar e a oeste pela Serra da Esperança, no município de Guarapuava (INOUE *et alii*³⁰).

Segundo REITZ *et alii*⁶², o pinheiro-bravo desenvolve-se tanto em solos férteis quanto em solos pobres, rasos e rochosos. Trata-se de uma espécie umbrófila e heliófila, isto é, tanto ocorre em áreas sombrias quanto expostas ao sol. Esta afirmativa também é ratificada por INOUE *et alii*³⁰.

As regenerações são encontradas em abundância não só sob árvores velhas da mesma espécie mas também a distâncias consideráveis (HUECK²²). Os frutos constituem-se em alimento para a fauna (MATOS⁵⁰) e sua difusão é feita por pássaros que se alimentam do pedúnculo carnoso sobre o qual encontra-se a semente (KUNIYOSHI³⁷).

Em plantios experimentais tem apresentado crescimento moderado a lento, porém com ótima porcentagem de sobrevivência e resistência às geadas, caracterizando-se como uma espécie rústica e de boa vitalidade (INOUE *et alii*³⁰).

CARVALHO⁶, comparando sete espécies nativas, em plantio sob capoeira (10-14 metros de altura), verificou que o pinheiro-bravo apresentou a maior taxa de sobrevivência, bem como o melhor crescimento em altura. Os indivíduos apresentaram caules retos, finos e dominância apical bem definida. Um fator positivo é a homogeneidade de seu crescimento em altura, classificando-a como uma espécie que apresenta características silviculturais promissoras.

CORVELLO⁹ recomenda o plantio de mudas de raiz nua, com altura média de 30 a 60 cm, de mudas extraídas da floresta e levadas diretamente para o plantio definitivo, as quais apresentam um ótimo desempenho e reduzida mortalidade.

Suas raízes assim como de outras espécies do gênero apresentam micorrizas sob a forma de nódulos enfileirados e dispostos lateralmente nas últimas ramificações (HUECK²²).

3 MATERIAIS E MÉTODOS

O presente estudo foi conduzido nas dependências do Curso de Engenharia Florestal da Universidade Federal do Paraná - Curitiba, com as espécies *Ilex paraguariensis* (erva-mate), *Cabralea canjerana* (canjerana) e *Podocarpus lambertii* (pinheiro-bravo), durante os anos de 1983 a 1985.

3.1 ORIGEM DAS SEMENTES

As sementes de erva-mate foram coletadas num erval nativo, localizado no município de Humaitã ($27^{\circ}34'S$; $53^{\circ}59'W$; 400 metros de altitude) no Estado do Rio Grande do Sul, em fevereiro de 1982.

As sementes de pinheiro-bravo e canjerana foram coletadas na propriedade do Centro Nacional de Pesquisa de Floresta (CNPQ) - EMBRAPA, localizada no primeiro planalto do Estado do Paraná, município de Colombo ($25^{\circ}20'S$; $49^{\circ}14'W$; 920 metros de altitude), em março e agosto de 1982, respectivamente. O critério de amostragem baseou-se, parcialmente, nos procedimentos e recomendações preconizados pelo Grupo Permanente de Trabalho em Melhoramento Genético Florestal (SHIMIZU *et alii*⁶⁶), utilizando-se 5 árvores distanciadas entre si pelo menos 100 metros, com o objetivo de reduzir a possibi-

lidade da inclusão de árvores aparentadas e aumentar a variabilidade genética do material estudado.

3.2 CULTIVO DAS MUDAS

Os frutos coletados foram beneficiados rotineiramente. No caso de canjerana, os frutos foram acondicionados em sacos plásticos devidamente fechados e mantidos em temperatura ambiente durante 12 dias, até a deiscência das cápsulas, conforme sugerido por INOUE²⁶.

Após o beneficiamento, as sementes das 3 espécies foram colocadas a germinar, não tendo a preocupação de guardar a identidade das matrizes.

As sementes de erva-mate, dado as suas características de dormência, foram distribuídas sobre o leito das sementeiras com substrato arenoso e cobertas com uma fina camada de terra e esterco curtido, sendo mantidas nestas condições até serem repicadas. Com este expediente procurou-se evitar o enrigeimento da parte superior do substrato, fator que dificulta a emergência das plântulas.

A semeadura da erva-mate ocorreu em julho de 1982 e a repicagem em janeiro de 1983, quando as plântulas atingiram, em média, 5 cm de altura.

A semeadura de canjerana, efetivada também em sementeiras, ocorreu em agosto de 1982 e a repicagem para os recipientes definitivos em outubro do mesmo ano, quando as plântulas exibiam, em média, 5 cm de altura.

Para a germinação das sementes de pinheiro-bravo utilizou-se um germinador "BIOMATIC", com temperatura alternada de

20^o-30^oC (noite-dia), luz do dia, em rolo de papel "germitest". Após a emissão da radícula, foram transportadas para os recipientes definitivos, atingindo aos 3 meses após a germinação, altura semelhante a das espécies anteriores (outubro de 1982).

Durante esta fase, as sementes ou plântulas foram protegidas com telas plásticas (sombrite 40% da luz do dia), a fim de evitar eventuais danos provocados pelos raios solares e/ou animais.

Os recipientes definitivos usados na presente pesquisa foram de polietileno de pigmentação preta, aerificados, sanfonados, de dimensões 25 cm (altura) x 14 cm (diâmetro). O substrato constitui-se de terriço peneirado de composição argilosa, com as seguintes características:

Argila (%)	-	44,0
Silte (%)	-	37,8
Areia (%)	-	18,2
pH (CaCl ₂)	-	4,2
M.O. (%)	-	2,2
P (ppm)	-	2,0
K (ppm)	-	36,0
Ca + Mg (m.e.%)	-	1,9

Após a repicagem, 117 plantas por espécie foram acondicionadas no interior de um abrigo ripado com dimensões de 1,75 m de altura, 2,50 m de largura e 7,50 m de comprimento, sobre uma bancada de madeira à 55 cm acima do nível do solo. O abrigo foi coberto por tela de sombrite, inclusive nas laterais, apresentando uma luminosidade média de 25% da luz do dia. As plantas permaneceram nestas condições até o final das avaliações fisiológicas (janeiro de 1985). Salienta-se

que o início destas avaliações ocorreu em fevereiro de 1984, quando as mudas atingiram um porte com capacidade de suportar um plantio definitivo, ou seja, com 20 à 25 cm de altura.

Durante todas as fases de cultivo, as plantas foram irrigadas e mantidas em bom estado fitossanitário.

Na TABELA 1, pode ser observado os principais dados meteorológicos referentes ao período de execução do experimento, obtidos de uma estação meteorológica contígua ao abrigo ripado.

TABELA 1. DADOS METEOROLÓGICOS REGISTRADO NO PERÍODO DE FEVEREIRO DE 1984 À JANEIRO DE 1985

Meses	Temperatura (°C)			Precipitação (mm)	U.R. (%)
	Média	Mínima	Máxima		
F	24,3	18,4	31,2	24,7	55,5
M	20,3	16,0	26,2	146,5	66,9
A	27,3	13,2	23,4	84,8	70,4
M	17,4	12,1	24,1	126,3	62,2
J	15,8	9,2	22,6	134,2	56,9
J	14,7	8,7	20,8	52,1	60,1
A	12,8	7,7	18,1	143,9	67,1
S	14,8	8,8	20,8	127,9	72,9
O	16,2	10,3	22,6	40,5	75,8
N	16,4	11,4	21,6	179,5	79,1
D	18,4	13,7	24,0	129,9	78,6
J	16,3	11,2	22,1	66,1	79,2

3.3 MÉTODOS USADOS NA AVALIAÇÃO ECOFISIOLÓGICA

O estudo para detectar a sazonalidade das espécies envolvidas requereu a observação contínua dos parâmetros fisiológicos durante um período vegetativo inteiro. Assim, mensalmente as plantas foram levadas do viveiro para o laboratório, onde a sua troca de CO_2 foi determinada sob diferentes condições de luz e de temperatura.

3.3.1 Determinação da troca de CO_2

A determinação dos parâmetros fisiológicos, especificamente fotossíntese líquida e respiração, foi efetuada com auxílio de um complexo de troca gasosa (FITOTRON), fabricado pela firma Walz, Effeltrich, Alemanha Ocidental.

O FITOTRON é um complexo composto por um analisador de gás infra-vermelho, unidade registradora (FIGURA 1) e por duas câmaras climatizadas individuais para cada planta, que permite o controle e o registro de inúmeros parâmetros ecológicos, climáticos e fisiológicos ao mesmo tempo.

O analisador de gás baseia-se no princípio da diferença de concentração de CO_2 do ar antes e depois de passar pelas câmaras climatizadas. Conforme a concentração do gás carbônico depois de passar por esta câmara, menor ou maior do que a concentração antes da câmara, tem-se o montante de CO_2 assimilado ou cedido pela planta. Em outras palavras, tem-se respectivamente a fotossíntese líquida ou a respiração.

As câmaras climatizadas (FIGURA 2), onde as plantas são alojadas, possuem capacidade de 8 litros. Cada unidade

FIGURA 1. UNIDADE DE REGISTRO E CONTROLE (À DIREITA) E ANALISADOR INFRA-VERMELHO DE CO_2 (À ESQUERDA)

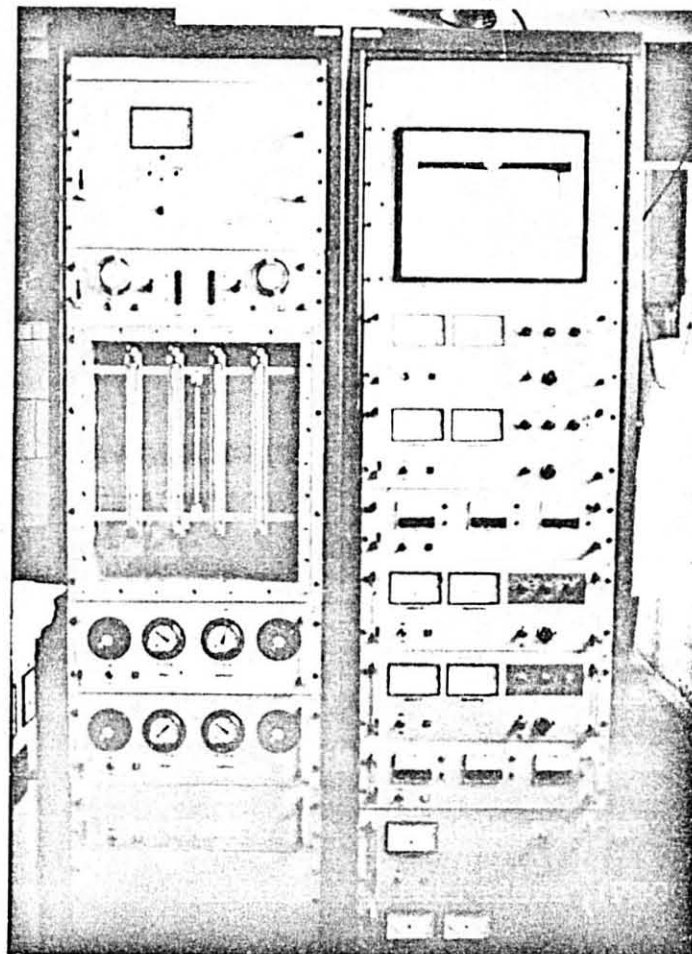
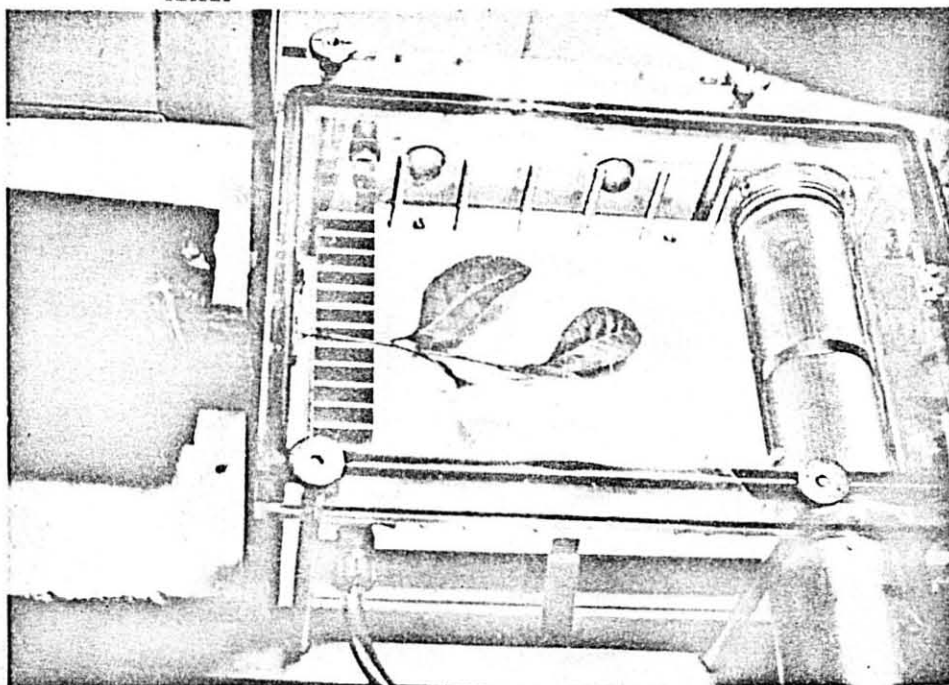


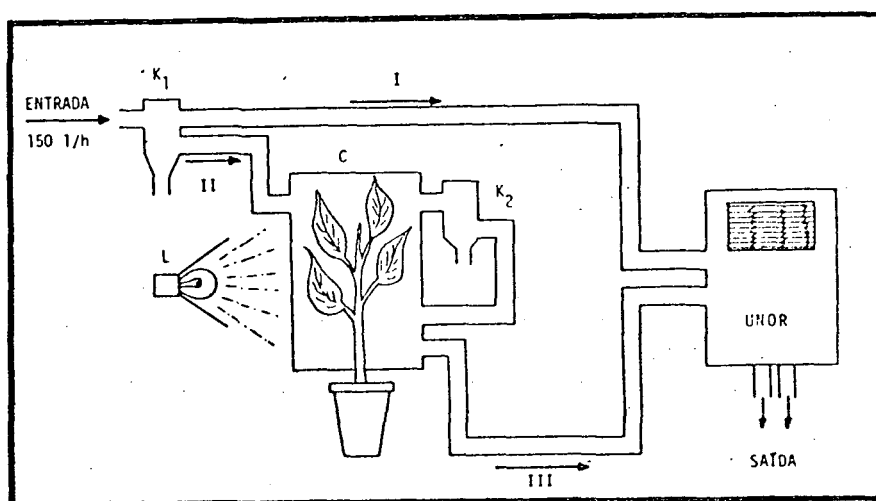
FIGURA 2. DISPOSIÇÃO DO MATERIAL A SER ANALISADO DENTRO DA CÂMARA



possui seu próprio agregado climo-pneumático, sendo, portanto, a temperatura e umidade do ar no seu interior totalmente controláveis.

NA FIGURA 3 pode ser observado um esquema simplificado de seu funcionamento, conforme INOUE²⁸.

FIGURA 3. DESENHO ESQUEMÁTICO DO SISTEMA DE TROCA GASOSA DE CO_2 COM O FITOTRON



Um fluxo de ar de 150 litros por hora percorre dois caminhos. O fluxo I, após ser desumidificado pela armadilha K_1 , vai direto ao analisador de gás UNOR, onde são determinadas e registradas a umidade e a concentração de CO_2 do ar antes da câmara. O fluxo II, após desumificação, é injetado na câmara (C) climatizada onde se encontra a planta. A intensidade luminosa (L) é controlada externamente. Uma parte do ar é retirada da câmara e desumificada pela armadilha K_2 , determinando assim a diferença de umidade do ar antes e depois da câmara. Esta diferença traduz o montante de vapor de água fornecido pela planta, ou seja, o montante transpirado. O ar retorna à câmara. Saindo da câmara, o ar é conduzido pelo fluxo III di-

retamente ao analisador de gás, que determina e registra a concentração de CO_2 do ar depois da câmara. A diferença de concentração do gás carbônico dos fluxos I e III corresponde ao montante da fotossíntese líquida ou da respiração da planta.

A unidade registradora trabalha com 12 pontos, dos quais 6 destinam-se ao registro de informações relativo a cada câmara. As informações simultaneamente registradas são:

- 1) fotossíntese líquida ou respiração;
- 2) temperatura ambiente;
- 3) temperatura no interior da câmara;
- 4) temperatura do ponto de orvalho do ar antes de passar pela câmara;
- 5) temperatura do ponto de orvalho do ar depois de passar pela câmara;
- 6) temperatura do circuito lateral da mesma.

Para a determinação da fotossíntese líquida ou da respiração considerou-se sempre os valores da concentração de CO_2 registrados na câmara que continha a planta em relação ao padrão de registro da outra câmara climatizada, porém vazia. Com isto, procurou-se manter um controle efetivo das possíveis variações que não estivessem ligadas às reações das espécies investigadas.

Com a determinação destes parâmetros, calculou-se o coeficiente econômico aparente, estimado pelo quociente entre a fotossíntese líquida e a respiração na escuridão (INOUE²⁷). O coeficiente econômico é uma expressão que retrata a rentabilidade do intercâmbio gasoso. Neste caso, o montante de CO_2 incorporado pela planta não é o mais importante e sim a utilização econômica dos hidratos de carbono (LARCHER³⁹).

3.3.2 Condições ambientais durante as determinações

A troca de CO_2 foi determinada sob dois níveis de temperatura, uma fixa, correspondendo a média anual das temperaturas máximas ($22,6^\circ\text{C}$) e outra, variável, correspondendo a temperatura média em Curitiba (MAACK⁴⁹), referente ao mês em que se fez a determinação, ou seja, $20,4^\circ$; $20,0^\circ$; $19,3^\circ$; $16,6^\circ$; $14,4^\circ$; $13,0^\circ$; $12,7^\circ$; $14,0^\circ$; $15,1^\circ$; $16,2^\circ$; $18,0^\circ$ e $19,1^\circ\text{C}$, para os meses de janeiro a dezembro respectivamente.

A temperatura média mensal foi usada com a intenção de reproduzir as condições naturais em que as mudas estariam sujeitas durante o período de avaliação. Por outro lado, com a utilização da média anual das temperaturas máximas buscou-se uniformizar o fator temperatura ao longo do ano, a fim de detectar a influência deste fator no caráter sazonal das espécies envolvidas.

Com referência à luz, as determinações foram efetuadas sob 5 diferentes condições: escuridão; 30,8; 210; 350; $560 \mu\text{E.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$, obtidas através de diferentes aproximações de um refletor com uma lâmpada de vapor de mercúrio, tipo GE-H250-37-5. As condições de energia radiante foram controladas por um sensor de quanta, tipo LI-190SB, Li-Cor Inc. USA. A correspondência em intensidade luminosa foi controlada por um luxímetro, tipo H & B. As intensidades luminosas correspondem, respectivamente, a 0; 2,2; 15; 25 e 40 klux.

A umidade relativa do ar dentro da câmara foi mantida em 60%. O fluxo de ar enviado às câmaras de climatização foi de 150 litros por hora e ao analisador de CO_2 , 60 litros por hora.

3.3.3 Procedimentos durante as determinações

As mudas de canjerana, erva-mate e pinheiro-bravo encontravam-se com ca. 18 meses de idade, quando do início das avaliações fisiológicas. As mesmas foram irrigadas convenientemente antes de serem submetidas aos tratamentos.

No momento da medição, a planta em seu recipiente de crescimento foi colocada na posição horizontal de maneira a permitir que fosse introduzido na câmara climatizada o terço superior da planta, tendo-se o cuidado de eliminar as folhas que, por sua aparência, caracterizavam-se como jovens (FIGURA 2). A acomodação das folhas na câmara foi feita de forma a evitar a superposição das mesmas, utilizando-se, sempre que necessário, fios de "nylon" para melhor orientá-las e fixá-las.

Foram utilizadas 46 mudas de cada espécie, retiradas ao acaso dentre as 117 disponíveis. A cada mês 4 mudas por espécie foram submetidas alternadamente a todos os tratamentos preconizados, fixando uma temperatura e variando a luminosidade, no sentido da mais baixa (2,2 klux) para a mais alta (40 klux). Após atingir o nível máximo de intensidade luminosa a planta foi submetida à escuridão, a fim de determinar a respiração. Posteriormente, alterou-se a temperatura, adotando-se o mesmo critério para a modificação da luminosidade.

Este procedimento ocupou 10 horas, porque o tempo de medição dos parâmetros a cada nível testado requeria, em média, 60 minutos. Isto resultou na avaliação de uma planta por dia, dada a necessidade de se respeitar a alternância dia/noite.

3.3.4 Determinação das unidades de relação

Segundo MITSCHERLICH⁵³, um dos problemas relativo à medição da fotossíntese, refere-se a unidade a ser adotada. Sabe-se que, por exemplo, folhas umbrófilas são mais leves, tendo, no entanto, em cada grama de matéria seca, mais clorofila que folhas heliófilas. Uma comparação entre ambas, relacionada ao peso de matéria seca, é válida somente sob certas condições. Pode-se ainda relacionar a fotossíntese à área foliar, embora as diferenças estruturais entre folhas umbrófilas e heliófilas ou folhas e acículas possam tornar seu emprego um tanto quanto problemático. Finalmente, é possível dispor do conteúdo de clorofila como grandeza de relação, entretanto este parâmetro é difícil de ser obtido.

Inexiste um sistema de relação que satisfaça todos os pontos de vista. Por isso, nas pesquisas mais recentes, os parâmetros fisiológicos são relacionados, sempre que possível, ao peso, à área foliar e ao conteúdo de clorofila⁵³. No presente estudo o material fotossintetizante introduzido na câmara foi determinado pela área foliar (dm²) e pelo peso de matéria seca foliar (g).

Para a determinação da área foliar utilizou-se o "Integrador de Área Foliar AUTOMATIC AREA METER, modelo AAC-400", que se baseia no princípio fotoelétrico (uma célula fotoelétrica e dois espelhos integradores) com precisão de um milímetro quadrado.

O peso de matéria seca foliar foi determinado após 24 horas de secagem à 105°C, com auxílio de uma balança analítica. Determinou-se também a relação entre o peso e a área foliar das plantas individualizadas.

A expressão dos parâmetros fisiológicos neste trabalho obedeceu ao Sistema Internacional de Unidades (SI), conforme PAGE & VIGOREUX⁵⁷.

Para facilitar a discussão dos resultados deste trabalho com os relacionados na literatura consultada, o fator luz foi considerado em intensidade luminosa (lux).

3.3.5 Delineamento estatístico

Para a medição dos parâmetros fisiológicos foram utilizadas 4 repetições, com exceção de 2 meses que foram utilizadas 3 repetições. A interpretação da variação da fotossíntese líquida foi auxiliada pela análise da variância de um experimento fatorial inteiramente casualizado, constituído por dois fatores: intensidade luminosa com 4 níveis (2, 2; 15, 25 e 40 klux) e meses, com 12 níveis (de janeiro à dezembro).

O modelo estatístico usado tanto para a respiração como para o peso específico foliar (g/dm^2) foi o delineamento inteiramente casualizado, tendo como tratamento os 12 meses de observação.

Os dados referentes à fotossíntese líquida e respiração assim como as demais relações advindas destes parâmetros, para efeito de análise da variância, não foram transformados. Para a comparação das médias, utilizou-se do teste de TUKEY ao nível de 95% de probabilidade.

As análises da variância foram processadas através do programa SPSS, com auxílio do computador DEC-10, do Centro de Computação Eletrônica da UFPR. Os gráficos foram gerados através do computador HP 85 utilizando o programa Graphics Presentation Pac.

4 RESULTADOS

No APÊNDICE I encontram-se os quadros referentes à análise da variância dos parâmetros fisiológicos relacionados neste trabalho.

Após o item 4.1, os resultados serão apresentados sequencialmente por espécie.

4.1 VARIAÇÃO DO PESO ESPECÍFICO FOLIAR

O peso específico foliar variou significativamente para a erva-mate e pinheiro-bravo durante o período. Mediante à comparação das médias, TABELA 2, verifica-se que o peso específico foliar para erva-mate mantém-se mais alto de maio a outubro e que os valores mais baixos encontram-se nos meses restantes.

Para o pinheiro-bravo, no entanto, os valores mais altos concentram-se de julho a setembro e os mais baixos de outubro a janeiro.

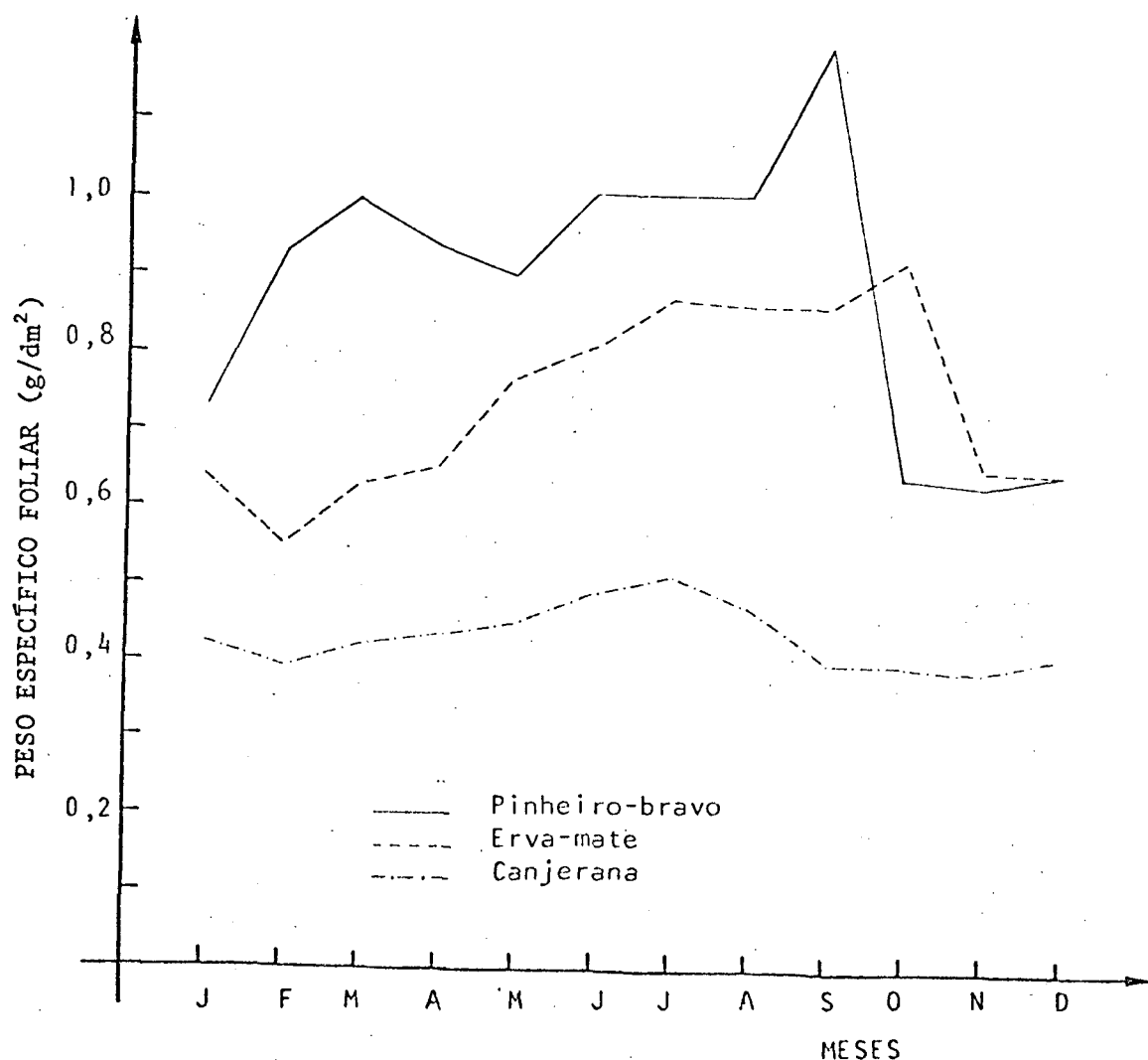
Na FIGURA 4, observa-se que, notadamente para erva-mate e pinheiro-bravo, no final do inverno há um aumento no peso específico e uma redução nos períodos referentes à primavera e verão. Já canjerana mantém-se estável ao longo do período, com valores inferiores aos das demais espécies.

TABELA 2. VALORES MÉDIOS MENSAIS DO PESO ESPECÍFICO FOLIAR (g/dm^2), PARA CANJERANA, ERVA-MATE E PINHEIRO-BRAVO

Espécie	M e s e s											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Canjerana	A 0,42	A 0,39	A 0,42	A 0,43	A 0,45	A 0,49	A 0,51	A 0,47	A 0,39	A 0,40	A 0,39	A 0,41
Erva-mate	BC 0,64	C 0,55	BC 0,63	BC 0,65	AB 0,77	AB 0,81	A 0,87	A 0,86	A 0,86	A 0,92	BC 0,65	BC 0,65
Pinheiro-bravo	CD 0,73	BC 0,93	B 0,99	BC 0,93	BC 0,90	AB 1,06	AB 1,05	AB 1,01	A 1,22	D 0,64	D 0,63	D 0,65

As médias, por espécie, seguidas pela mesma letra não diferem entre si, ao nível de 95% de probabilidade.

FIGURA 4. VARIAÇÃO ANUAL DO PESO ESPECÍFICO FOLIAR (g/dm^2) PARA CANJERANA, ERVA-MATE E PINHEIRO-BRAVO AO LONGO DO PERÍODO



Com a intenção de facilitar a exposição dos resultados, os parâmetros fisiológicos abordados a seguir basear-se-ão na unidade peso de matéria seca foliar, embora a área foliar também tenha sido calculada.

Esta opção deveu-se ao fato de que a maioria das publicações do gênero baseia-se nesta unidade, além da maior facilidade em sua determinação. Soma-se a isto, a proporcionalidade existente entre ambas, desde que se considere as relações apresentadas no quadro anterior.

4.2 *Cabralea canjerana*

4.2.1 Fotossíntese líquida

Na Tabela 3 estão os valores médios mensais de fotossíntese líquida em função dos tratamentos de intensidade luminosa, referentes à temperatura fixa de 22°C. Pode-se observar que, com exceção para a intensidade de 2,2 klux, em que os maiores quantitativos registram-se de dezembro a abril, a capacidade fotossintética mais elevada ocorre no mês de fevereiro seguido pelos demais meses correspondentes ao início e final do verão para as intensidades de 15 a 40 klux. Por outro lado, estatisticamente os menores valores encontram-se nos meses de maio a novembro para 2,2 klux e em julho e agosto para as demais faixas de luminosidade.

Observa-se ainda, no sentido vertical, uma semelhança estatística da fotossíntese líquida de 25 a 40 klux, independente da época do ano considerada, exceto nos meses de fevereiro e outubro. Esta semelhança não ocorre de 2,2 klux para 15 klux e desta intensidade muito raramente para 25 klux.

TABELA 3. VALORES MÉDIOS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$), EM FUNÇÃO DA LUMINOSIDADE, PARA CANJERANA ($T = 22,6^\circ\text{C}$)

Luminosidade (klux)	M e s e s											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
2,2	AB 5,4 c	A 7,5 d	AB 5,8 c	AB 5,8 c	BCD 4,3 c	BCD 4,1 c	D 2,0 b	CD 2,6 c	BCD 3,6 c	BCD 3,9 d	BCD 4,1 c	ABC 7,7 c
15,0	AB 22,3 b	A 24,9 c	BCD 19,7 b	CDF 17,3 b	DE 16,9 b	E 15,4 b	F 9,3 a	F 10,3 b	E 14,6 b	E 15,2 c	CDE 17,4 b	BC 20,1 b
25,0	B 23,5ab	A 28,0 b	BC 21,6 a	CD 19,5 a	CDE 18,3 a	DE 17,1 a	F 9,6 a	F 11,7 a	E 16,2 a	DE 17,0 b	CD 19,2 a	BC 21,2ab
40,0	B 24,3 a	A 30,3 a	BC 22,9 a	C 20,2 a	C 20,1 a	DE 17,9 a	F 10,1 a	F 12,5 a	E 17,7 a	DE 18,5 a	CD 20,6 a	BC 21,9 a

As médias seguidas pela mesma letra horizontal (maiúscula) ou vertical (minúscula) não diferem entre si, ao nível de 95% de probabilidade

Na TABELA 4, em que é usado como referência a temperatura correspondente à média do mês, verifica-se uma similitude estatística com as informações obtidas no quadro anterior.

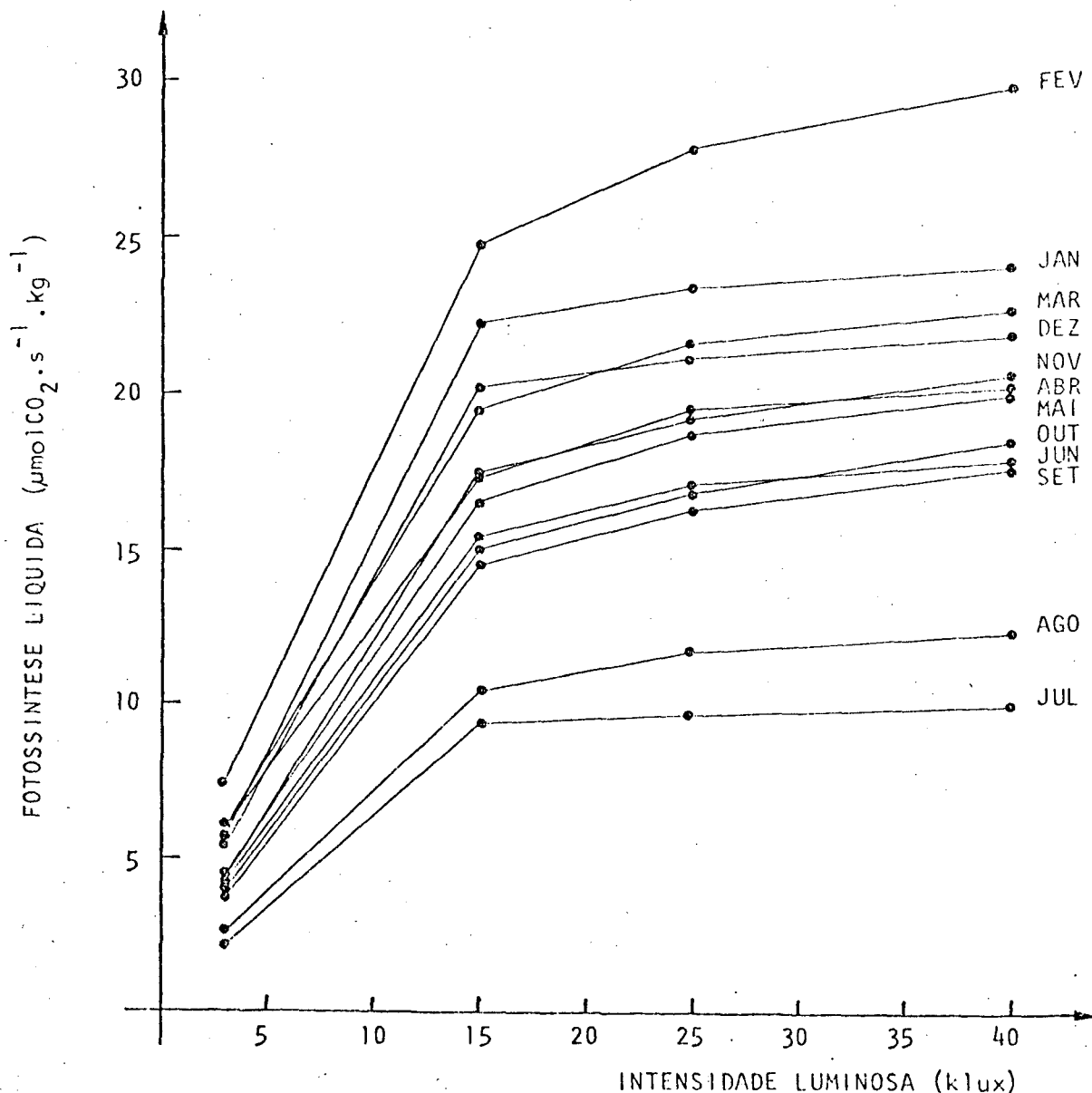
TABELA 4. VALORES MÉDIOS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) EM FUNÇÃO DA LUMINOSIDADE, PARA CANJERANA ($T = \text{média do mês}$)

Luminosidade (klux)	M e s e s											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
2,2	ABC 3,6 c	A 5,5 d	AB 5,3 c	ABC 4,2 c	ABC 3,5 c	CD 2,2 c	D 0,7 c	CD 1,9 c	CD 2,3 c	BCD 2,7 d	ABCD 3,0 c	ABC 4,2 c
15,0	B 20,1 b	A 24,5 c	BC 17,5 b	D 12,4 b	D 11,9 b	E 8,5 b	G 3,1 b	F 5,9 b	E 8,5 b	DE 10,0 c	C 15,7 b	B 18,8 b
25,0	B 21,0ab	A 27,0 b	BC 19,5 a	D 13,5ab	D 13,0ab	E 9,5ab	F 4,6 a	F 6,8ab	E 10,0 a	DE 11,5 b	C 17,0 a	B 19,8ab
40,0	B 22,1 a	A 29,4 a	BC 20,4 a	D 14,6 a	D 14,0 a	E 10,6 a	F 5,3 a	F 7,5 a	E 11,3 a	DE 12,9 a	C 17,9 a	BC 20,4 a

As médias seguidas pela mesma letra horizontal (maiúscula) ou vertical (minúscula) não diferem entre si, ao nível de 95% de probabilidade.

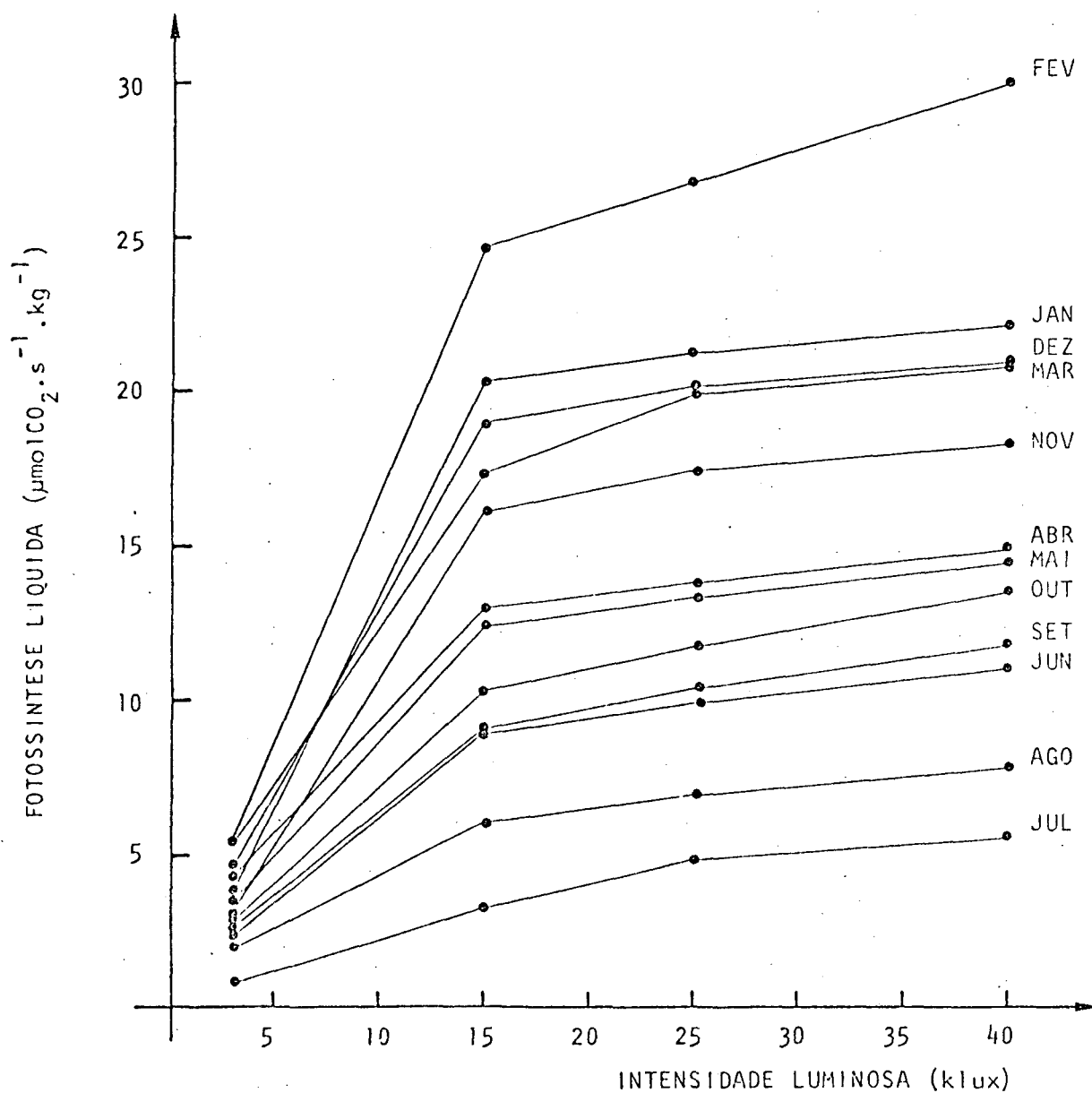
Nas FIGURAS 5 e 6 podem ser observadas as curvas mensais de fotossíntese líquida em função da intensidade luminosa, para as temperaturas fixa e média do mês, respectivamente. As curvas mostram, de uma maneira geral, uma ascensão da capacidade fotossintética de 2,2 klux para 15 klux e a partir daí tendem à estabilização, principalmente na faixa de 25 para 40 klux, à exceção das que correspondem aos meses de fevereiro e outubro. Observa-se ainda que o desempenho fotossintético à baixa luminosidade (2,2 klux) nem sempre é mantido quando as mudas são submetidas à luminosidade mais elevadas, embora esta tendência não resulte em diferenças significativas.

FIGURA 5. CURVAS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE CANJERANA, EM FUNÇÃO DA INTENSIDADE LUMINOSA ($T = 22,6^{\circ}\text{C}$)



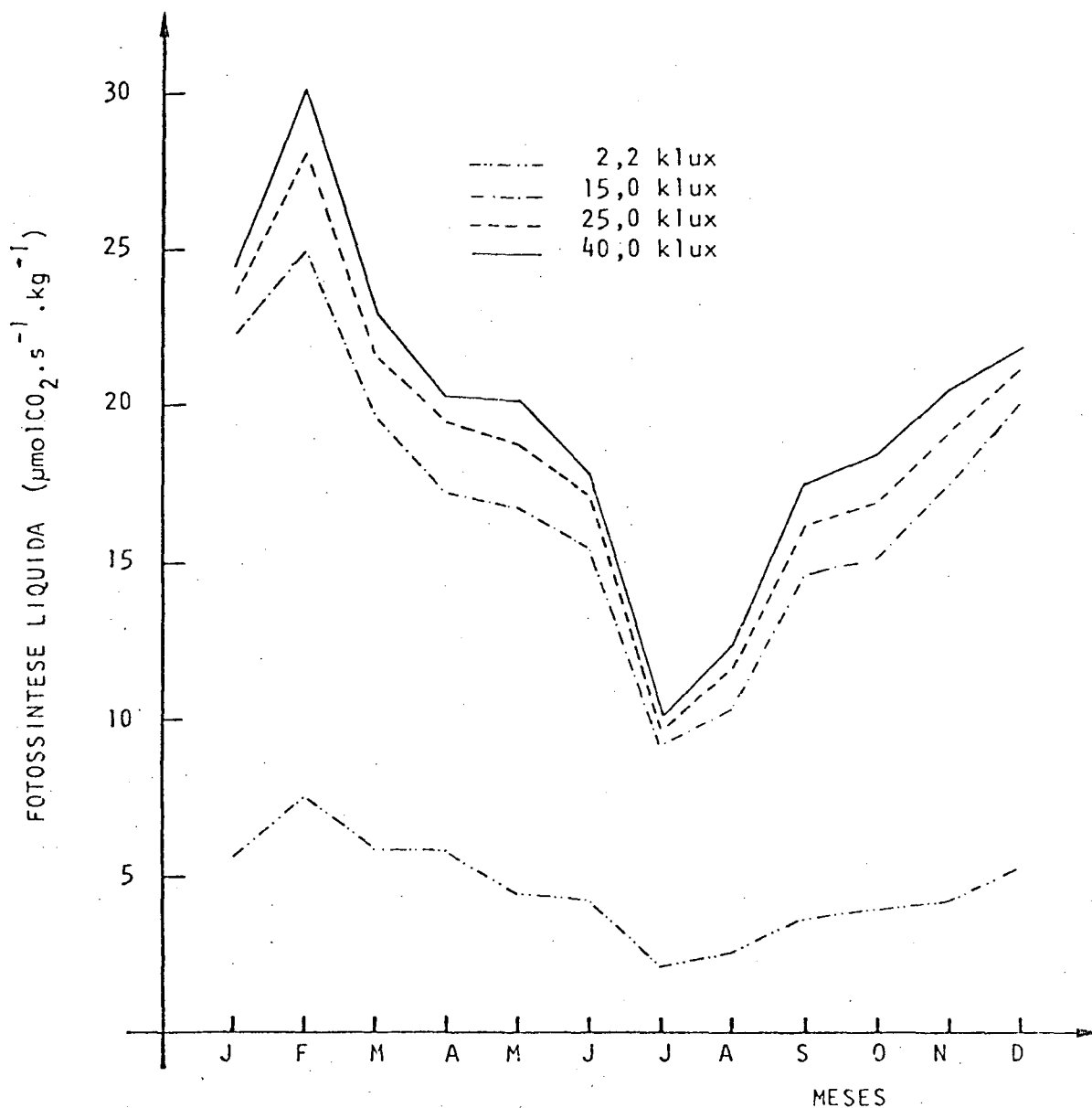
Quando comparada com a FIGURA 6, a FIGURA 5 evidencia uma menor variação nas taxas mensais de fotossíntese líquida, já que as mesmas encontram-se mais agrupadas entre os valores extremos determinados pelas curvas dos meses de fevereiro e julho.

FIGURA 6. CURVAS MENSAIS DA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE CANJERANA EM FUNÇÃO DA INTENSIDADE LUMINOSA (T = média do mês)



A variação anual da fotossíntese líquida para os diferentes níveis de luminosidade, para as temperaturas fixa e média do mês, encontram-se nas FIGURAS 7 e 8.

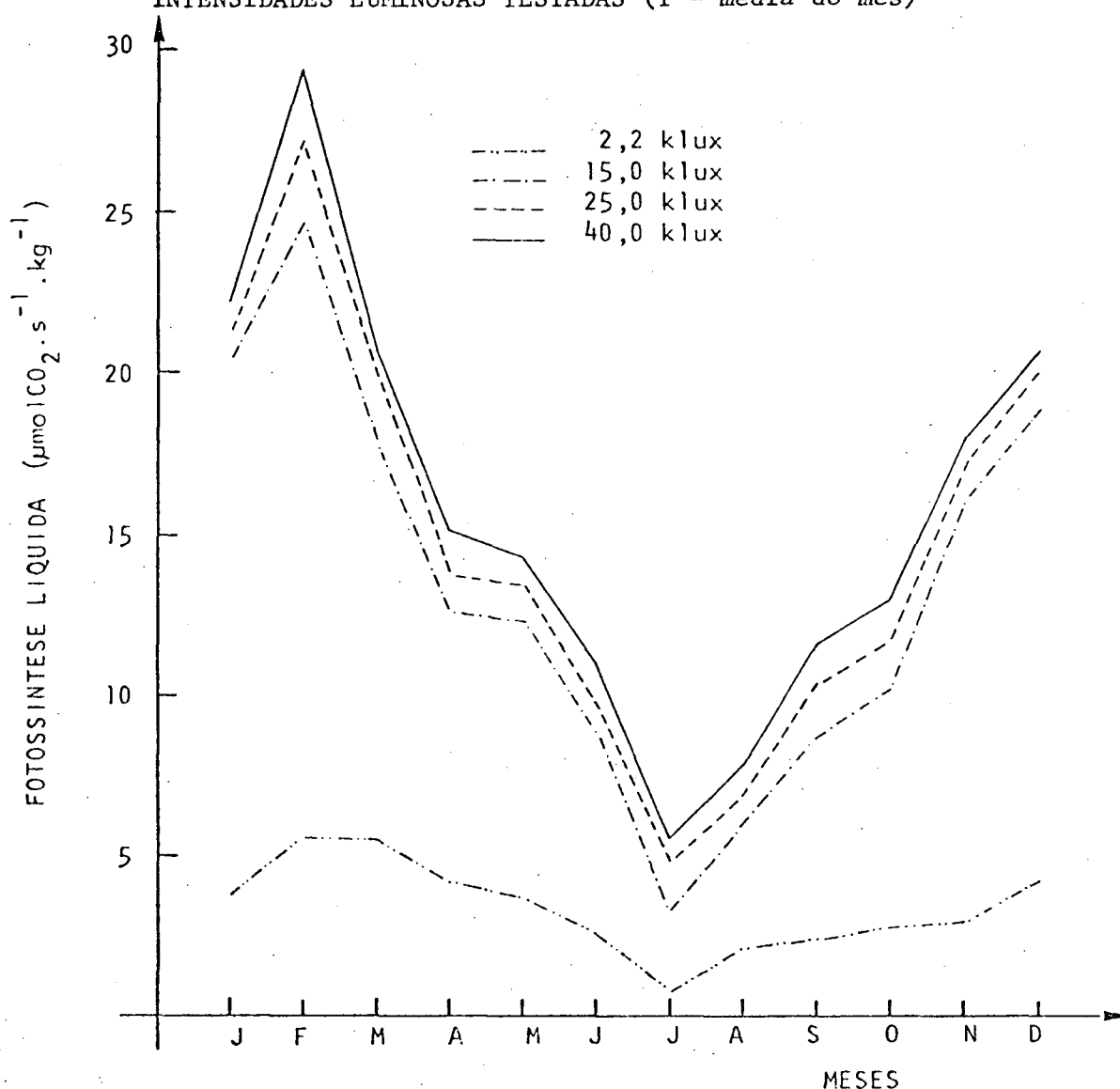
FIGURA 7. VARIAÇÃO ANUAL DA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE CANJERANA PARA AS INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS ($T = 22,6^{\circ}\text{C}$)



Conforme a FIGURA 7, independente da intensidade luminosa, a capacidade fotossintética atinge valores máximos em fevereiro e a partir daí decresce até julho, voltando a ser

incrementada paulatinamente até o final do ano. À exceção de 2,2 klux, que detém taxas mais baixas, nas demais luminosidades, elas mantêm-se muito próximas entre si ao longo do período, em especial nos meses que correspondem ao inverno. Observa-se também que mesmo no inverno os níveis superiores de luz (15 a 40 klux) motivam uma "performance" no mínimo 3 vezes superior às obtidas à 2,2 klux.

FIGURA 8. VARIAÇÃO ANUAL DA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE CANJERANA PARA AS INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS (T = média do mês)

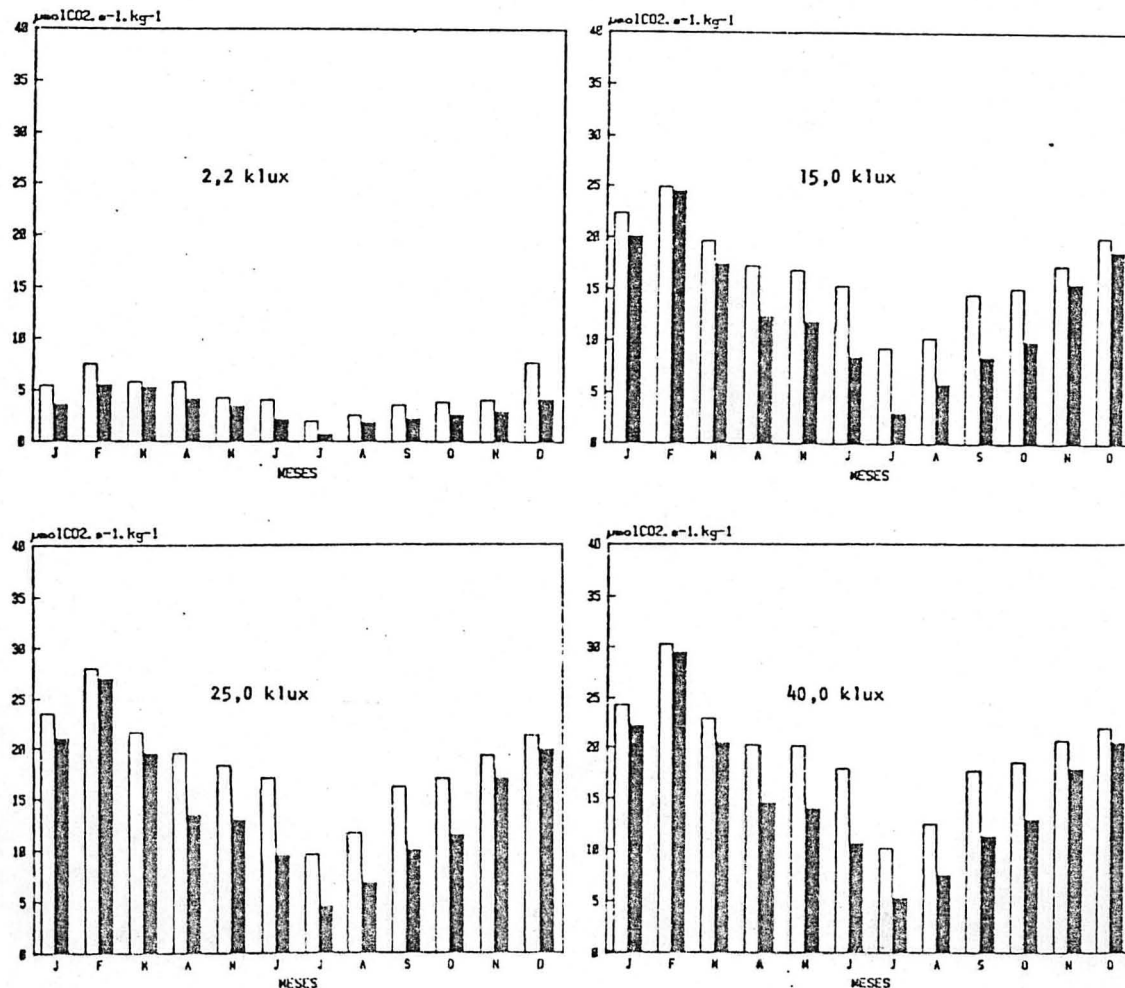


Considerando a temperatura média do mês, FIGURA 8, embora a variação anual descreva uma configuração visual similar

ã anterior, em termos absolutos ocorre uma redução bem mais acentuada nas taxas de fotossíntese à medida que se afasta dos meses correspondentes ao verão. Esta redução implica em taxas muito próximas a zero, a uma luminosidade de 2,2 klux.

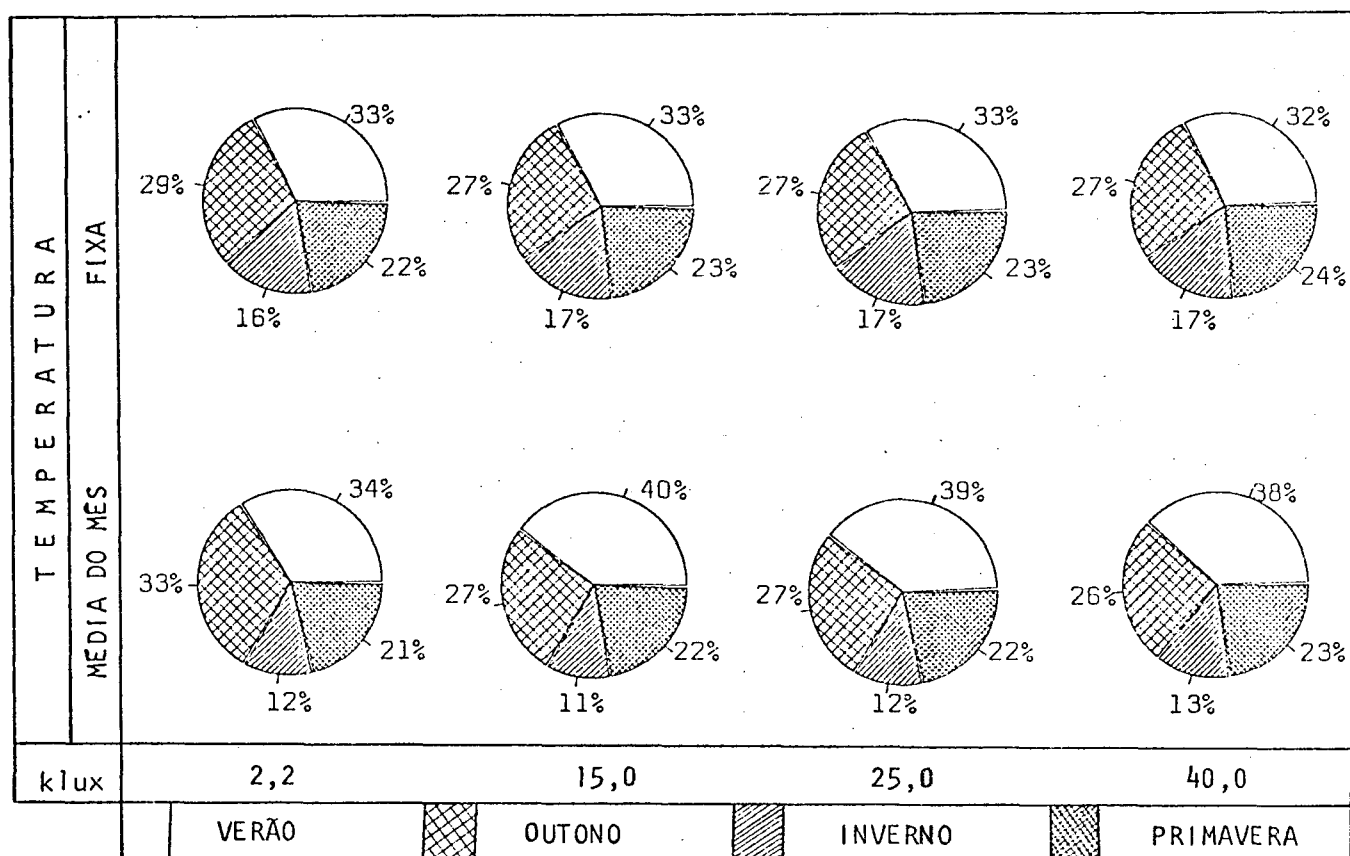
Na FIGURA 9 pode-se visualizar mais adequadamente a influência da temperatura no desempenho fotossintético das mudas de canjerana. Observa-se que os quantitativos fotossintéticos obtidos com a temperatura média se aproximam daqueles obtidos com a temperatura fixa no início e final do ano e se distanciam nos meses de inverno, culminando com diferenças superiores a 50%. Esta tendência é registrada para todos os níveis de luz, desde 2,2 até 40 klux.

FIGURA 9. DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DE CANJERANA SUBMETIDA ÀS TEMPERATURAS FIXA (CLARO) E MÉDIA DO MÊS (ESCURO), PARA AS DIFERENTES INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS



Dada a variação anual observada para a espécie, verifica-se, na FIGURA 10, que, do montante fotossintético produzido durante o ano, aproximadamente 33% ocorre no verão, 27% no outono, 23% na primavera e 17% no inverno, tomando-se como base a temperatura anual fixa. No entanto, considerando a temperatura média do mês, estes valores são alterados, notadamente nas estações verão (38%) e inverno (12%).

FIGURA 10. DISTRIBUIÇÃO DA PRODUÇÃO FOTOSSINTÉTICA DE CANJERANA, NAS DIFERENTES ESTAÇÕES DO ANO POR INTENSIDADE LUMINOSA E TEMPERATURA



4.2.2 Respiração

A respiração, quantificada em função da temperatura, é apresentada na TABELA 5. Mediante a comparação das médias verifica-se que as maiores taxas ocorrem de setembro a março, sendo

estatisticamente superior em janeiro, e nos meses complementares encontram-se as taxas mais baixas.

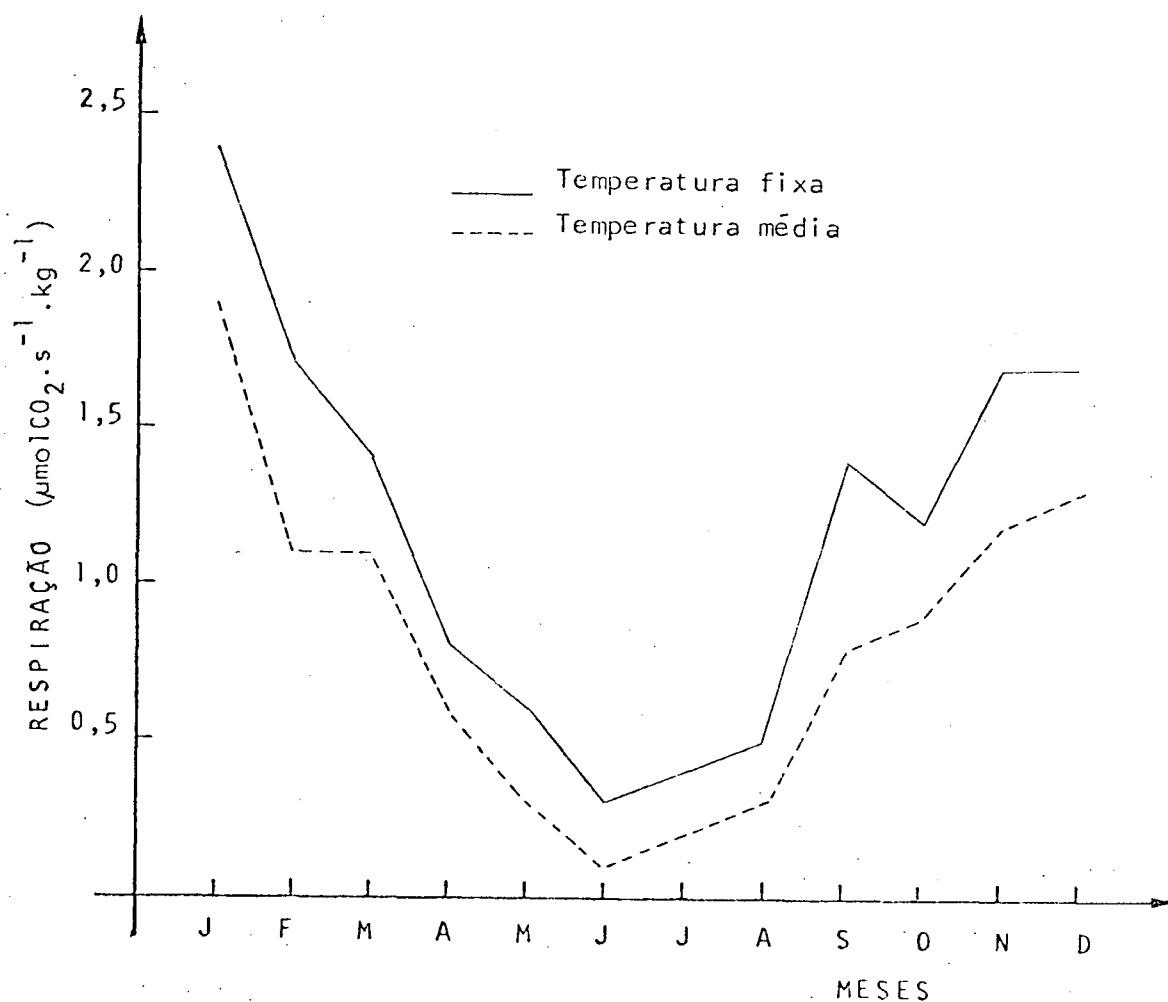
TABELA 5. VALORES MÉDIOS MENSAIS DA RESPIRAÇÃO ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) DE CANJERANA, EM FUNÇÃO DAS TEMPERATURAS FIXA E MÉDIA DO MÊS

Temperatura	M e s e s											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Fixa	A 2,4	B 1,7	B 1,4	CD 0,8	D 0,6	D 0,3	D 0,4	D 0,5	BC 1,4	BC 1,2	B 1,7	B 1,7
Média do mês	A 1,9	B 1,1	B 1,1	CD 0,5	D 0,3	D 0,1	D 0,2	D 0,3	BC 0,8	BC 0,8	B 1,2	B 1,3

As médias seguidas pela mesma letra horizontalmente não diferem entre si, ao nível de 95% de probabilidade.

A variação anual da respiração, para ambas as temperaturas testadas, pode ser observada na FIGURA 11. Verifica-se que a temperatura anual fixa gera taxas respiratórias sempre superiores, quando comparadas com a temperatura média do mês, e que em junho ambas atingem taxas mais baixas.

FIGURA 11. VARIAÇÃO ANUAL DA RESPIRAÇÃO DE CANJERANA PARA AMBAS AS TEMPERATURAS TESTADAS



4.2.3 Ponto de compensação lumínico

Baseando-se na respiração e na fotossíntese líquida, ao nível de intensidade luminosa mais baixo (2,2 klux), por interpolação dos valores, foi gerado o ponto de compensação lumínico para ambas as temperaturas, TABELA 6. O ponto de compensação lumínico variou de 150 lux (julho) a 600 lux (novembro-janeiro), mostrando-se inferior, quando avaliado em função da temperatura média do mês.

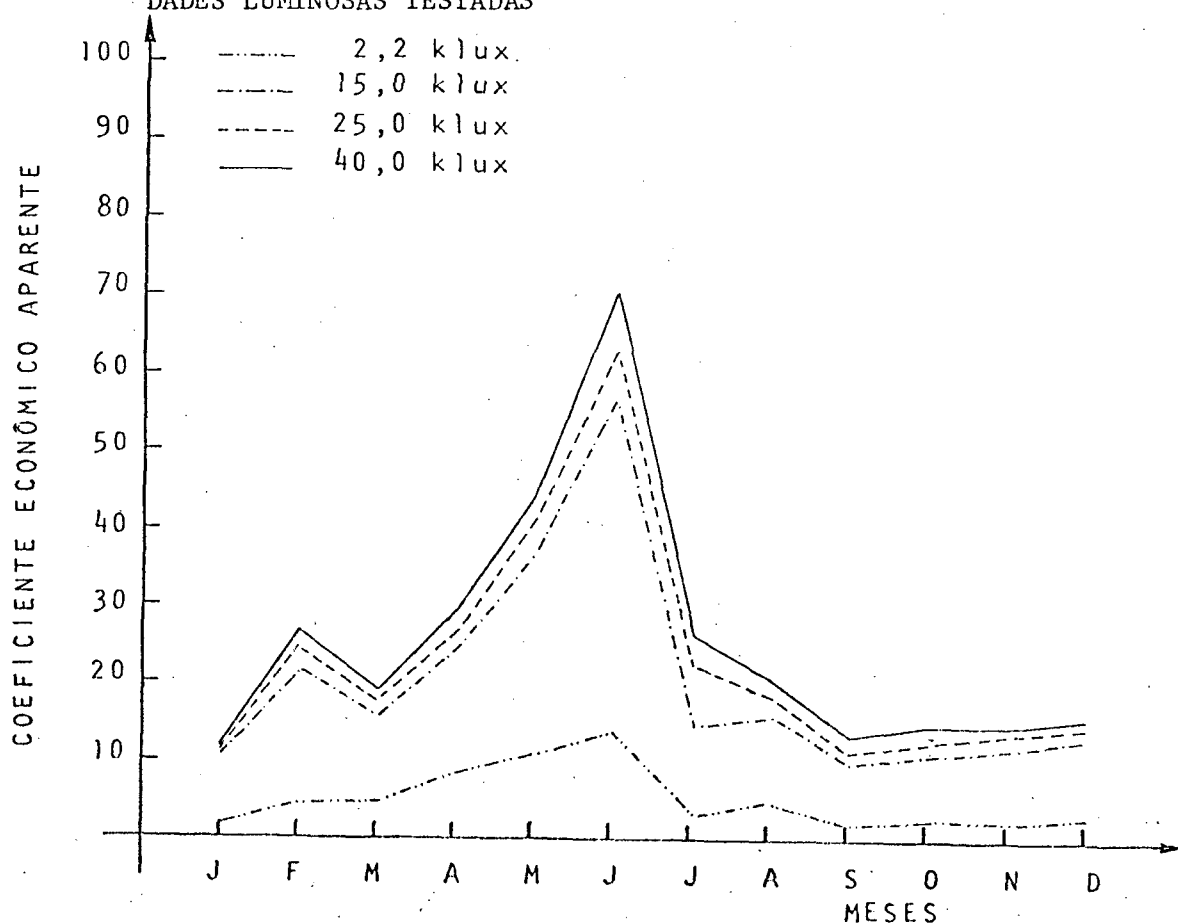
TABELA 6. VALORES MÉDIOS MENSAIS DO PONTO DE COMPENSAÇÃO LUMÍNICO (lux)
DE CANJERANA PARA AS TEMPERATURAS FIXA E MÉDIA MENSAL

Temperatura	M e s e s											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Fixa	600	450	450	250	200	150	300	350	350	500	600	550
Média do mês	600	350	400	200	150	150	300	300	550	500	600	500

4.2.4 Coeficiente econômico aparente

O coeficiente econômico aparente, como mostra a FIGURA 12, apresentou uma grande variação, concentrando os valores mais baixos durante os meses correspondentes ao verão e os mais elevados no inverno. Independente da época do ano, os coeficientes são sempre mais baixos quando as plantas são submetidas a intensidade luminosa de 2,2 klux.

FIGURA 12. VARIAÇÃO ANUAL DO COEFICIENTE ECONÔMICO APARENTE (FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA/RESPIRAÇÃO NA ESCURIDÃO) DE CANJERANA, PARA AS INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS



4.3 *Ilex paraguariensis*

4.3.1 Fotossíntese líquida

A análise da variância resultou em diferenças significativas entre as taxas mensais de fotossíntese líquida em função das intensidades luminosas estabelecidas.

Na TABELA 7, pode-se observar que as taxas mensais de fotossíntese líquida condicionadas pela temperatura fixa e pela luminosidade de 2,2 klux, mantêm-se estatisticamente mais elevadas de novembro a março, e mais baixas nos meses complementares. Nos demais níveis, as maiores taxas são observadas em janeiro ou em fevereiro e as menores concentram-se em agosto e setembro. Observa-se ainda, quando comparadas as luminosidades entre si, que, para a maioria dos meses, não ocorre diferença significativa nas taxas entre 25 e 40 klux. Essa semelhança não é verificada de 2,2 para 15 klux e desta intensidade só muito raramente para 25 klux.

TABELA 7. VALORES MÉDIOS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) EM FUNÇÃO DA LUMINOSIDADE, PARA ERVA-MATE ($T = 22,6^\circ\text{C}$)

Luminosidade (klux)	M e s e s											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
2,2	AB 2,4 c	A 3,2 d	AB 2,5 d	BC 1,5 d	C 0,9 d	C 0,8 c	C 0,7 c	C 0,6 c	C 0,7 c	BC 1,5 c	A 2,9 c	AB 2,5 c
15,0	A 15,7 b	B 13,6 c	C 10,7 c	D 6,8 c	D 6,3 c	DE 5,7 b	EF 4,9 b	G 3,0 b	FG 3,6 b	DE 5,8 b	B 12,7 b	B 12,9 b
25,0	A 16,6 a	A 16,5 b	C 13,0 b	D 7,7 b	D 7,5 b	DE 6,4 a	E 5,5ab	F 3,5ab	F 4,0ab	D 7,0 a	BC 14,2 a	AB 15,3 a
40,0	B 17,5 a	A 19,5 a	C 14,6 a	D 8,5 a	D 8,4 a	EF 6,8 a	F 5,9 a	G 4,2 a	G 4,4 a	DE 7,6 a	C 14,7 a	BC 16,0 a

As médias seguidas pela mesma letra horizontal (maiúscula) ou vertical (minúscula) não diferem entre si, ao nível de 95% de probabilidade.

Na TABELA 8, observa-se que as taxas mensais de fotossíntese líquida, condicionada pela temperatura fixa, apresentam um comportamento estatístico similar a tabela anterior. Registra-se, no entanto, que os maiores quantitativos de fotossíntese líquida a altas intensidades luminosas (15 a 40 klux) são conseguidos no mês de fevereiro e os menores de julho a setembro.

TABELA 8. VALORES MÉDIOS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) EM FUNÇÃO DA LUMINOSIDADE, PARA ERVA-MATE (T = média do mês)

Luminosidade (klux)	M e s e s											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
2,2	AB 2,5 d	A 2,7 d	ABC 1,9 d	CDE 1,2 d	CDE 0,9 d	DE 0,8 c	DE 0,8 c	E 0,5 c	E 0,6 c	CDE 1,3 c	BCD 1,7 d	AB 2,3 c
15,0	A 13,6 c	A 13,5 c	C 9,4 c	D 5,1 c	E 3,9 c	EF 3,1 b	EF 3,0 b	F 2,4 b	F 2,7 b	D 5,1 b	C 8,2 c	B 12,2 b
25,0	B 14,7 b	A 16,8 b	C 11,6 b	E 5,6 b	EF 4,7 b	FG 3,8 a	G 3,6 a	H 2,6ab	GH 3,2ab	E 5,7 a	D 9,4 b	B 13,7 a
40,0	B 15,9 a	A 19,4 a	D 12,9 a	F 6,2 a	F 5,3 a	G 4,2 a	GH 4,0 a	H 3,1 a	GH 3,6 a	F 6,2 a	E 10,4 a	C 13,9 a

As médias seguidas pela mesma letra horizontal (maiúscula) ou vertical (minúscula) não diferem entre si, ao nível de 95% de probabilidade.

Nas FIGURAS 13 e 14 podem ser observadas as taxas mensais de fotossíntese líquida em função da intensidade luminosa, para as temperaturas fixa e média do mês, respectivamente. As curvas mostram, para ambas as temperaturas, uma ascensão da capacidade fotossintética de 2,2 para 15 klux e a partir desta intensidade tendem à estabilização, à exceção das curvas dos meses de fevereiro e março. Verifica-se ainda que o desem-

penho fotossintético a 2,2 klux nem sempre é mantido a intensidade luminosas mais elevadas.

FIGURA 13. CURVAS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE ERVA-MATE EM FUNÇÃO DA INTENSIDADE LUMINOSA ($T = 22,6^{\circ}\text{C}$)

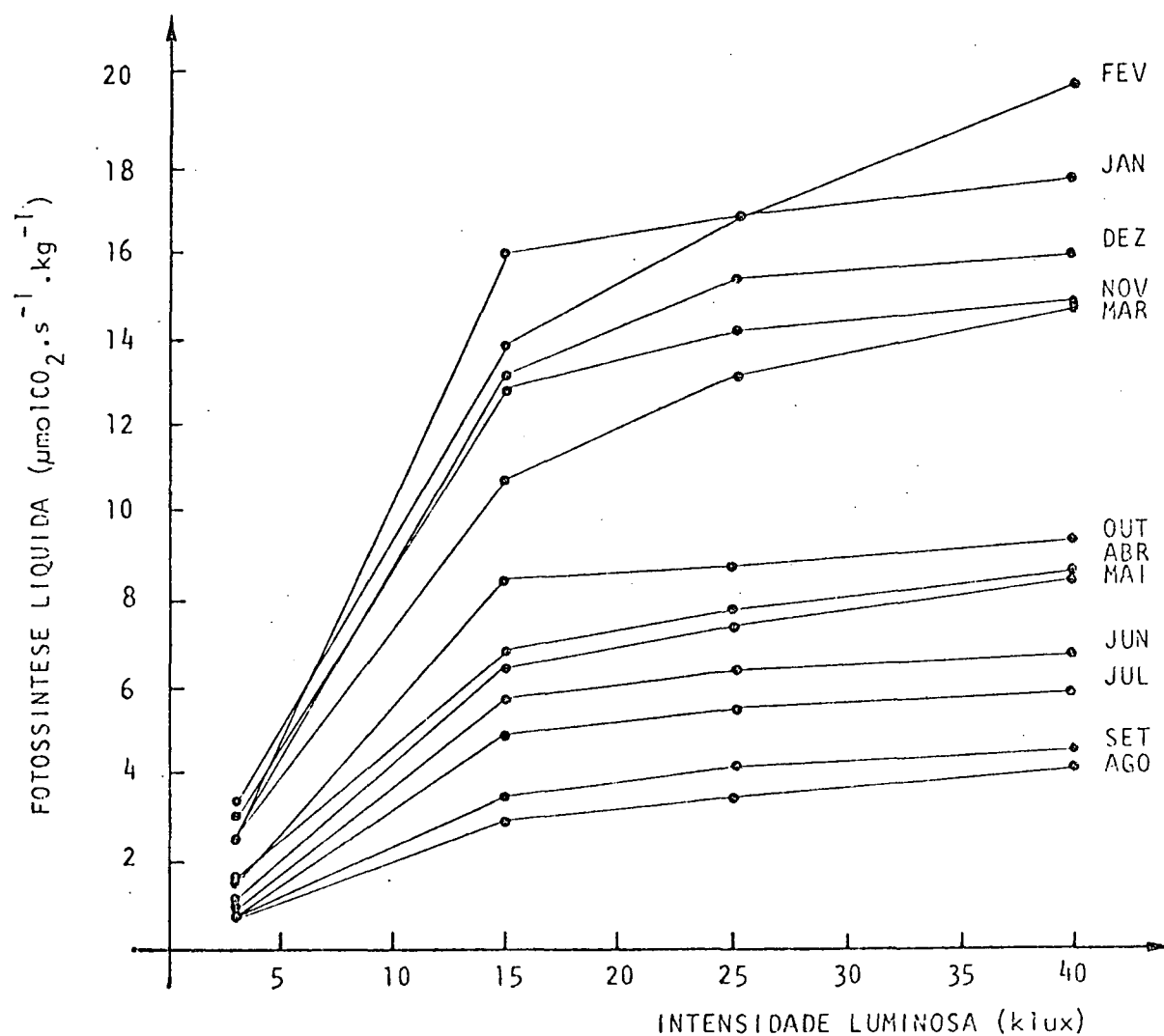
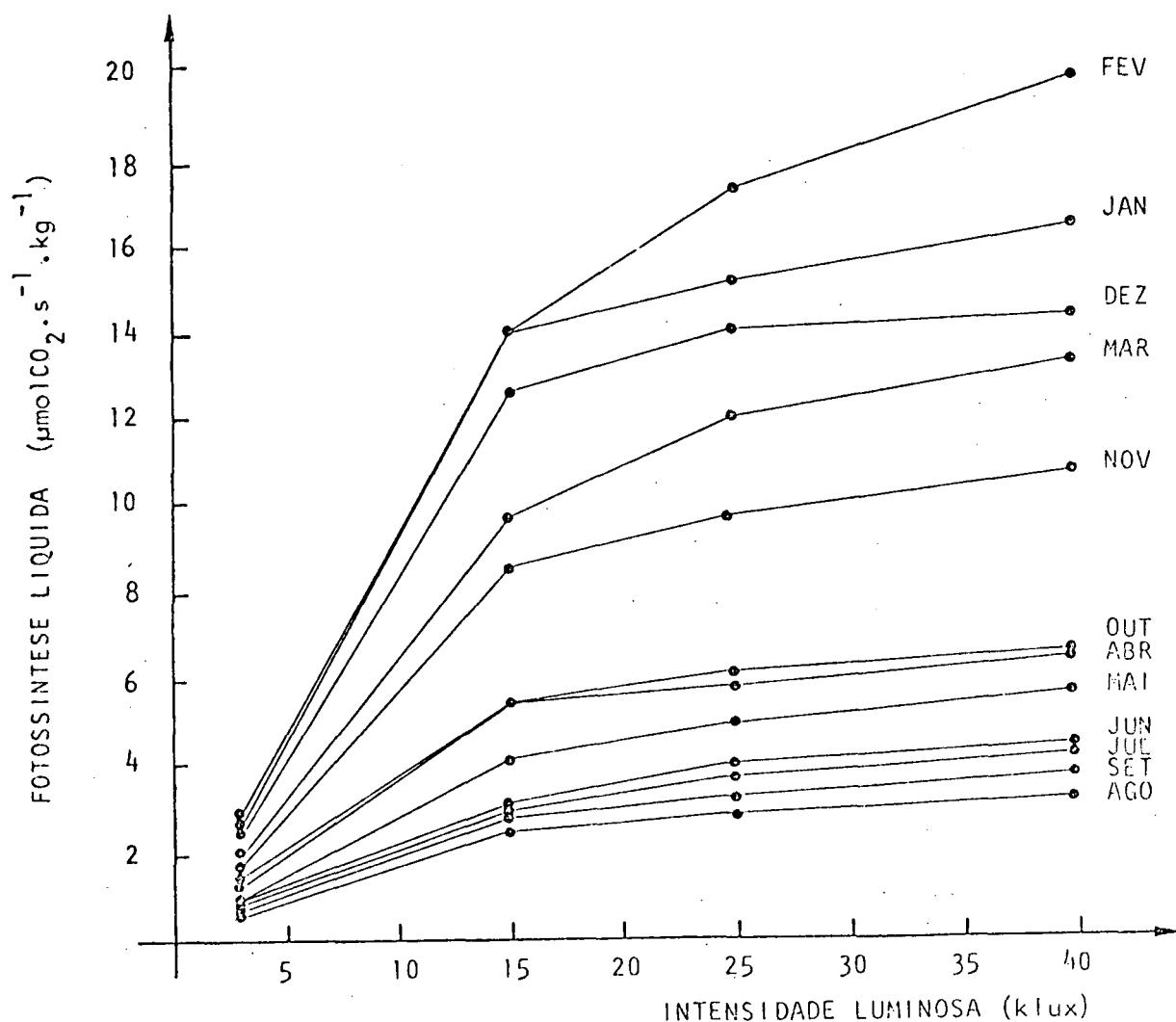


FIGURA 14. CURVAS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE ERVA-MATE EM FUNÇÃO DA INTENSIDADE LUMINOSA (T = média do mês)

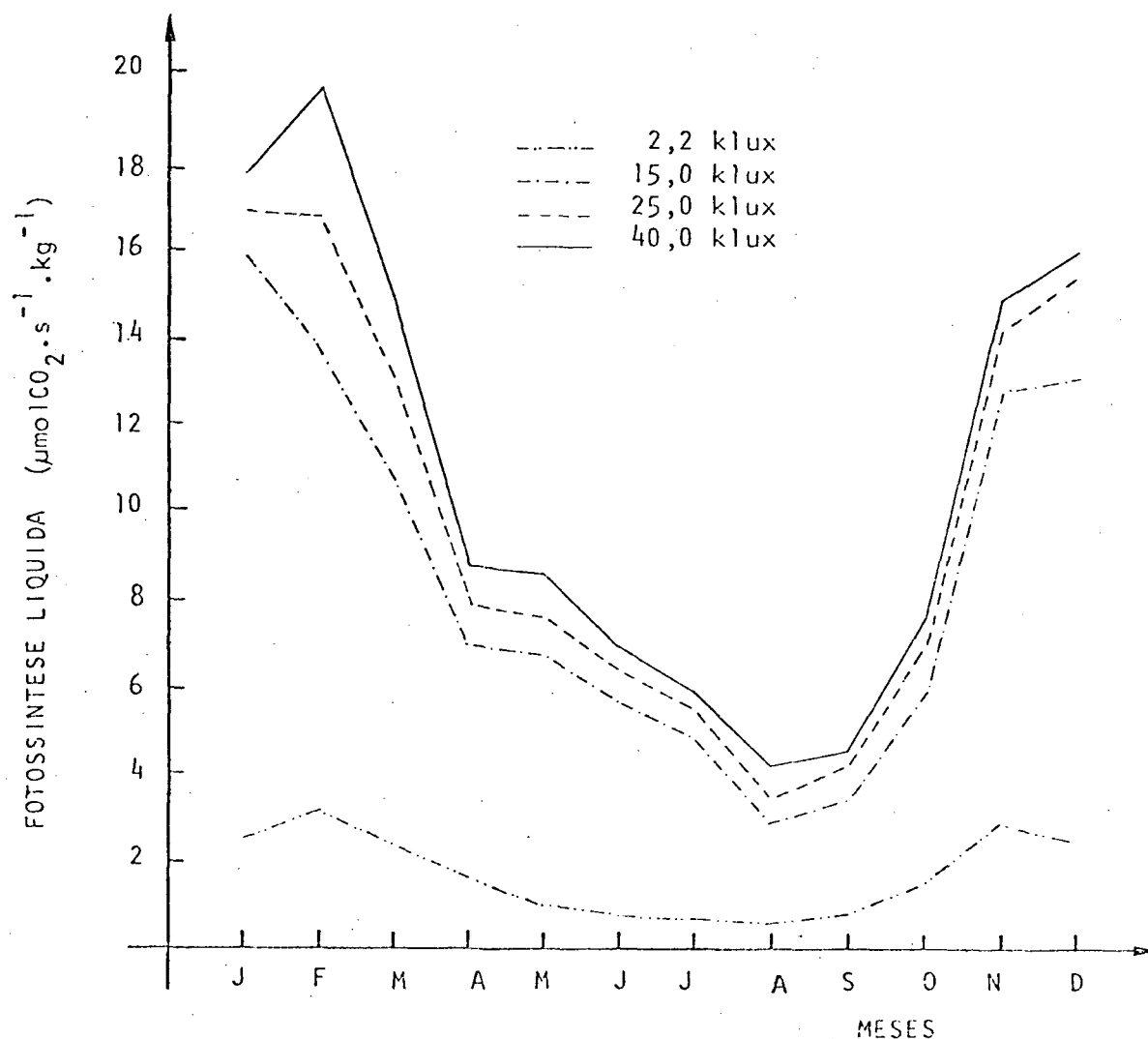


A variação anual da fotossíntese líquida para as diferentes intensidades luminosas, para as temperaturas fixa e média do mês, encontram-se nas FIGURAS 15 e 16.

De acordo com a FIGURA 15, para todas as intensidades luminosas, a capacidade fotossintética atinge valores máximos em janeiro-fevereiro e a partir daí decresce até agosto-setembro, voltando a ser incrementada sensivelmente até o final do ano. Com exceção de 2,2 klux, que detêm taxas comparativamente baixas, as demais intensidades motivam um desenvolvimento da

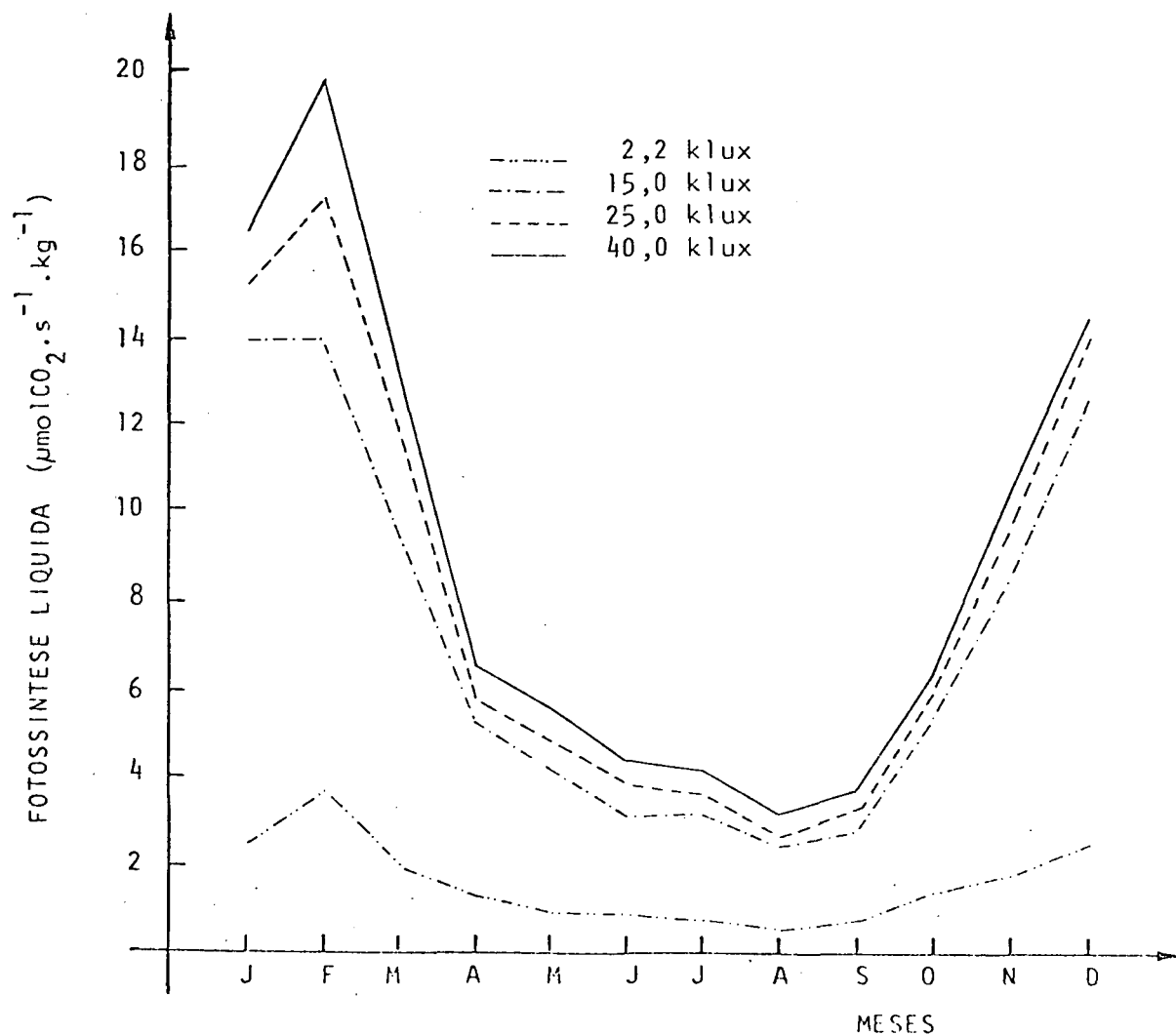
curva fotossintética similar ao longo do ano, especialmente de abril a novembro.

FIGURA 15. VARIAÇÃO ANUAL DA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE ERVA-MATE EM FUNÇÃO DAS INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS ($T = 22,6^{\circ}\text{C}$)



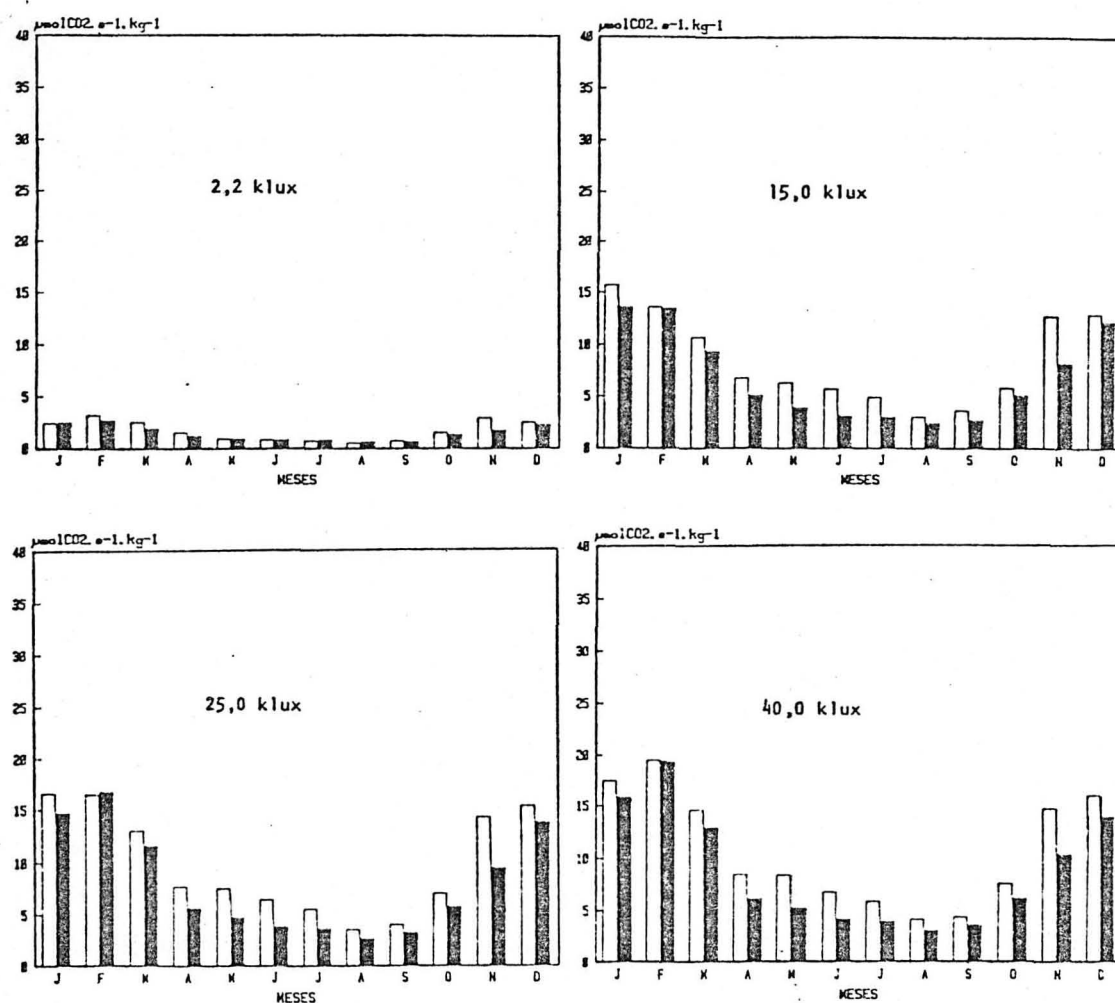
Esta constatação também se manifesta para as mudas submetidas à temperatura média do mês (FIGURA 16), embora, em termos absolutos, os valores da capacidade fotossintética sejam levemente inferiores aos observados na figura anterior.

FIGURA 16. VARIAÇÃO ANUAL DA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE ERVA-MATE PARA AS INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS (T = média do mês)



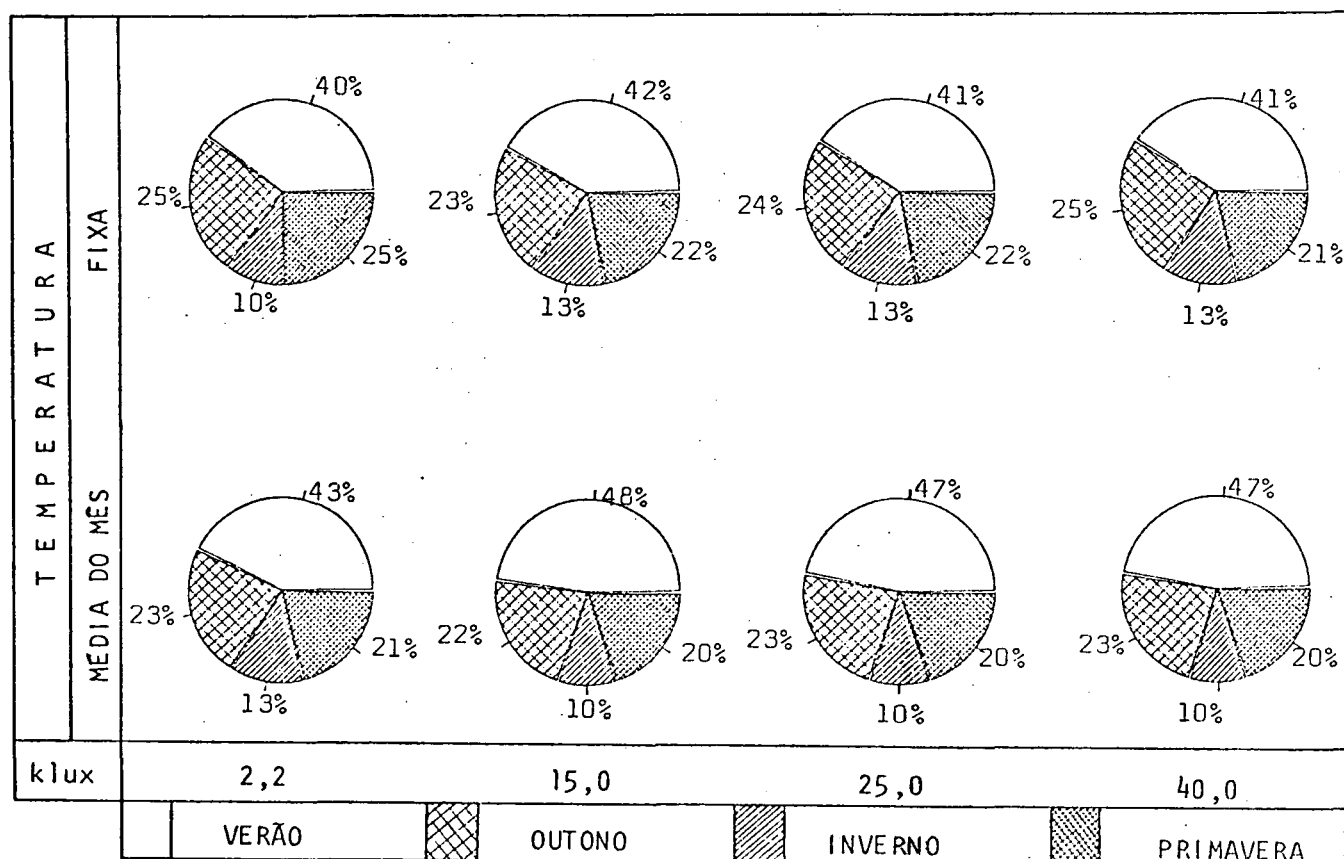
Na FIGURA 17, pode-se visualizar o efeito da temperatura no desempenho fotossintético das mudas de erva-mate. Observa-se que, à baixa intensidade luminosa (2,2 klux), os quantitativos fotossintéticos se equivalem ao longo do ano. No entanto, a partir de 15 klux até a máxima intensidade testada as taxas que durante o verão mostravam-se semelhantes tornam-se diferenciadas com a aproximação do inverno, culminando com diferenças de até 40%.

FIGURA 17. DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DE ERVA-MATE SUBMETIDA ÀS TEMPERATURAS FIXA (CLARO) E MÉDIA DO MÊS (ESCURO), PARA AS DIFERENTES INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS



Devido à variação anual da fotossíntese líquida apresentada pelas mudas de erva-mate, verifica-se que, do montante fotossintético produzido durante o ano, 41% ocorre no verão, 24% no outono, 22% na primavera e 13% no inverno, tomando-se como base a temperatura fixa. Entretanto, considerando a temperatura média do mês, estes valores alteram-se especialmente nas estações verão (47%) e inverno (10%), conforme a FIGURA 18.

FIGURA 18. DISTRIBUIÇÃO DA PRODUÇÃO FOTOSSINTÉTICA DE ERVA-MATE, NAS DIFERENTES ESTAÇÕES DO ANO POR INTENSIDADE LUMINOSA E TEMPERATURA



4.3.2 Respiração

A respiração, quantificada em função da temperatura, é apresentada na TABELA 9. Mediante a comparação das médias, verifica-se que os maiores valores concentram-se de dezembro a março e as taxas estatisticamente mais baixas de abril a outubro.

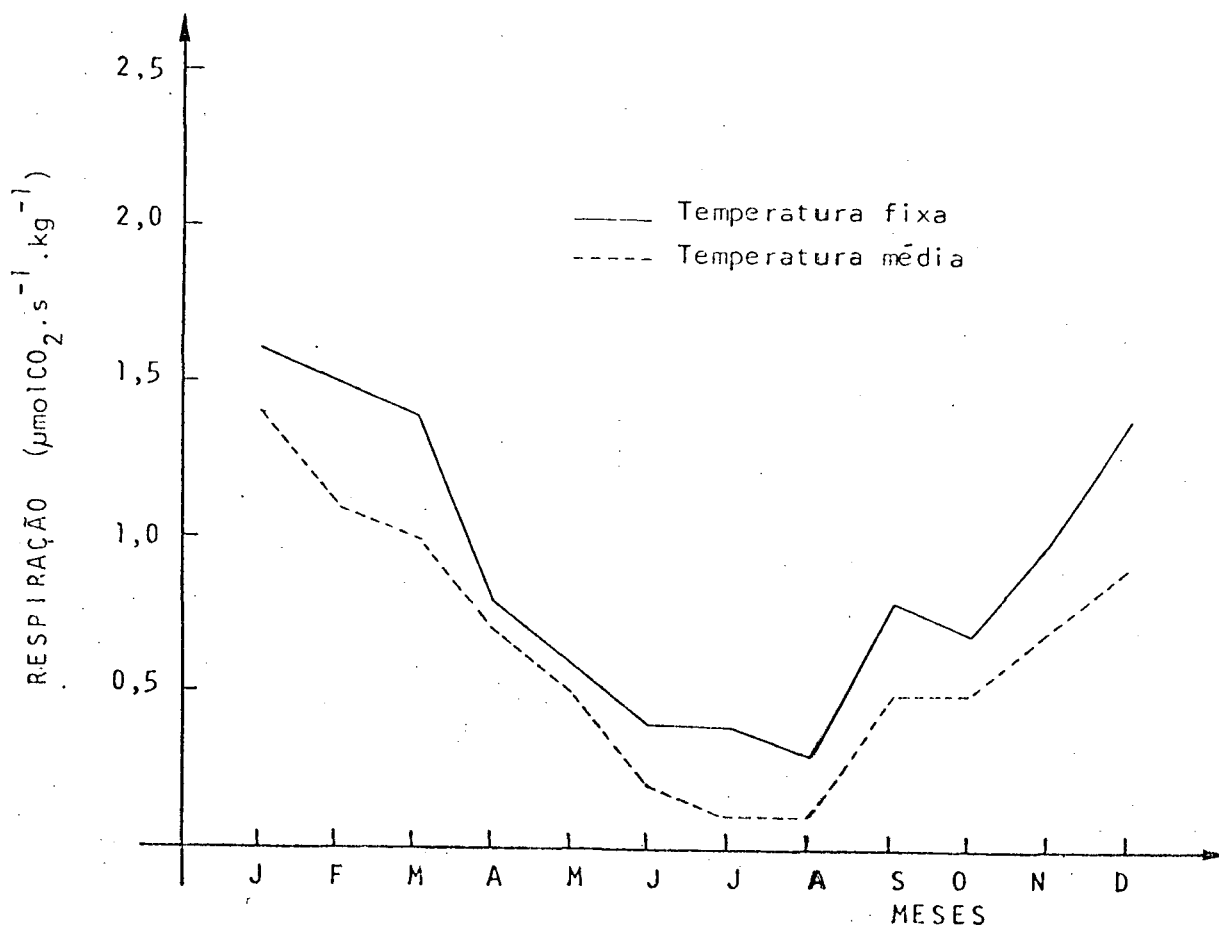
TABELA 9. VALORES MÉDIOS MENSAIS DA RESPIRAÇÃO ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) DE ERVA-MATE, EM FUNÇÃO DAS TEMPERATURAS FIXA E MÉDIA DO MÊS

Temperatura	M e s e s											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
	A	A	AB	BCD	CD	CD	D	D	BCD	CD	BC	AB
Fixa	1,6	1,5	1,4	0,8	0,6	0,4	0,4	0,3	0,8	0,7	1,0	1,4
	A	AB	ABC	BC	CD	D	D	D	CD	CD	BC	ABC
Média do mês	1,4	1,1	1,0	0,7	0,5	0,2	0,1	0,1	0,5	0,5	0,7	0,9

As médias seguidas pela mesma letra horizontalmente não diferem entre si, ao nível de 95% de probabilidade.

A variação anual da respiração pode ser observada na FIGURA 19. Verifica-se que a temperatura fixa gera taxas respiratórias sempre superiores quando comparadas com a temperatura média do mês, e que em julho e agosto ambas atingem valores mais baixos.

FIGURA 19. VARIAÇÃO ANUAL DA RESPIRAÇÃO DE ERVA-MATE PARA AMBAS AS TEMPERATURAS TESTADAS



4.3.3 Ponto de compensação lumínico

Os valores do ponto de compensação lumínico em função de ambas as temperaturas encontram-se na TABELA 10. Nota-se que, para erva-mate, os valores variam de 550 lux (novembro) a 1000 lux (setembro), mostrando-se inferiores quando avaliado em função da temperatura média do mês, em especial nos meses de julho e agosto.

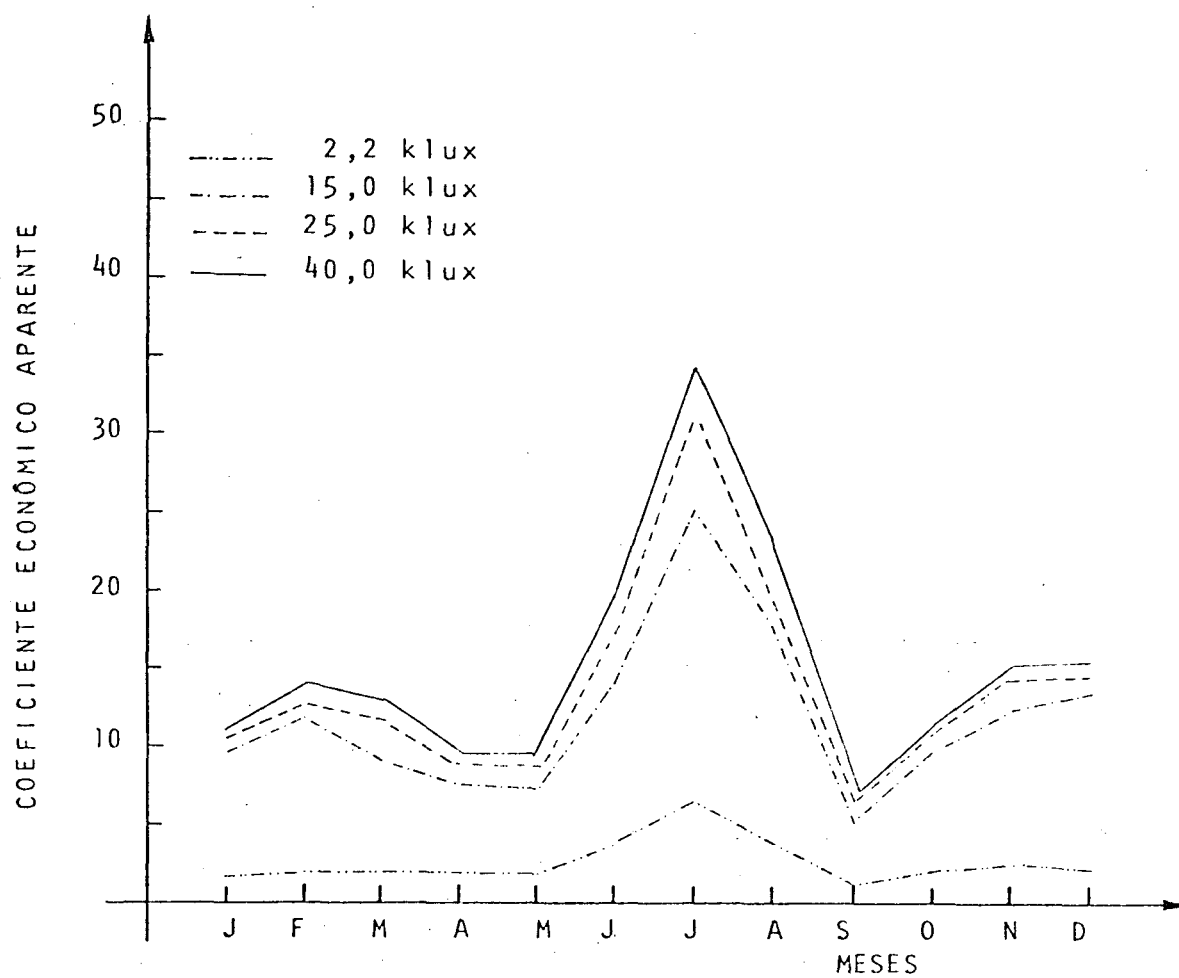
TABELA 10. VALORES MÉDIOS MENSAIS DO PONTO DE COMPENSAÇÃO LUMÍNICO (lux) DE ERVA-MATE PARA AS TEMPERATURAS FIXA E MÉDIA MENSAL

Temperatura	M e s e s											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Fixa	800	700	800	750	850	700	650	750	1000	600	550	800
Média do mês	800	650	750	800	850	450	350	450	900	600	600	650

4.3.4 Coeficiente econômico aparente

O coeficiente econômico aparente, como mostra a FIGURA 20, caracteriza-se por apresentar os valores mais baixos no mês de setembro e os mais elevados entre julho e agosto, com picos intermediários em fevereiro e novembro-dezembro, para todas as intensidades luminosas. Os coeficientes obtidos a 2,2 klux são sempre inferiores as demais intensidades luminosas testadas.

FIGURA 20. VARIAÇÃO ANUAL DO COEFICIENTE ECONÔMICO APARENTE (FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA/RESPIRAÇÃO NA ESCURIDÃO) DE ERVA-MATE, PARA AS INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS



4.4 *Podocarpus lambertii*

4.4.1 Fotossíntese líquida

Na TABELA 11 encontram-se os valores médios mensais de fotossíntese líquida em função da intensidade luminosa, condicionados pela temperatura fixa. Pode-se observar que a 2,2 klux o desempenho fotossintético mostra-se estatisticamente semelhante ao longo do ano, à exceção do mês de julho com um registro de taxas mais baixas. No entanto, nos demais níveis de luminosidade, os maiores quantitativos concentram-se em janeiro para 15 klux, de novembro a fevereiro para 25 klux e em fevereiro para 40 klux. Por outro lado, os valores mais baixos agrupam-se, para as intensidades luminosas de 15 a 40 klux, de junho a setembro.

Observa-se ainda, para um mesmo mês e para as diferentes intensidades luminosas, que os níveis de luminosidade proporcionam taxas fotossintéticas estatisticamente diferentes entre si.

TABELA 11. VALORES MÉDIOS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) EM FUNÇÃO DA LUMINOSIDADE, PARA PINHEIRO-BRAVO ($T = 22,6^\circ\text{C}$)

Luminosidade (klux)	M e s e s											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
2,2	A 2,2 c	AB 2,2 d	AB 1,7 d	AB 1,7 d	AB 1,4 d	AB 0,9 d	B 0,8 d	AB 1,1 d	AB 1,0 d	AB 1,2 d	AB 2,0 d	AB 2,0 d
15,0	A 9,4 b	B 8,1 c	C 6,7 c	C 6,6 c	C 6,6 c	DE 4,0 c	E 3,3 c	DE 4,2 c	DE 4,3 c	D 4,7 c	B 8,0 c	BC 7,3 c
25,0	AB 9,9 b	A 10,4 b	BC 8,9 b	C 8,4 b	C 8,5 b	DE 5,2 b	E 4,3 b	DE 5,0 b	DE 5,2 b	D 5,6 b	ABC 9,2 b	AB 9,9 b
40,0	BC 10,7 a	A 13,1 a	3C 11,0 a	C 10,0 a	C 9,9 a	DE 6,2 a	E 5,2 a	DE 6,0 a	DE 6,2 a	D 7,1 a	BC 10,4 a	B 11,4 a

As médias seguidas pela mesma letra horizontal (maiúscula) ou vertical (minúscula) não diferem entre si, ao nível de 95% de probabilidade

Na TABELA 12, tomando como base a temperatura média do mês, sob o ponto de vista estatístico verifica-se uma semelhança com as informações obtidas no quadro anterior. Salia-menta-se, no entanto, que os valores mais baixos da capacidade fotossintética ocorrem nos meses de junho e julho para as intensidades luminosas de 15 a 40 klux, e que a 2,2 klux não ocorre diferenças significativas ao longo do período observado.

TABELA 12. VALORES MÉDIOS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) EM FUNÇÃO DA LUMINOSIDADE, PARA PINHEIRO-BRAVO (T = média do mês)

Luminosidade (klux)	M e s e s											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
2,2	A 1,6 d	A 1,8 d	A 1,5 d	A 1,5 d	A 1,4 d	A 0,9 d	A 0,8 d	A 1,0 d	A 1,0 d	A 0,9 d	A 1,5 d	A 1,8 d
15,0	A 7,9 c	A 7,9 c	BC 6,5 c	BC 5,8 c	C 5,5 c	DE 3,2 c	E 2,4 c	DE 3,4 c	DE 3,4 c	D 3,9 c	AB 6,9 c	ABC 6,7 c
25,0	AB 9,5 b	A 10,5 b	BC 8,5 b	CD 7,2 b	D 7,0 b	EF 4,0 b	F 3,0 b	E 4,4 b	E 4,4 b	E 4,9 b	BC 8,4 b	B 8,6 b
40,0	BC 10,0 a	A 12,8 a	B 10,5 a	CD 8,7 a	D 8,4 a	FG 4,8 a	G 3,7 a	EF 5,3 a	EF 5,3 a	E 6,1 a	BCD 9,7 a	BC 9,9 a

As médias seguidas pela mesma letra horizontal (maiúscula) ou vertical (minúscula) não diferem entre si, ao nível de 95% de probabilidade.

Nas FIGURAS 21 e 22, podem ser observadas as curvas mensais de fotossíntese líquida, para as temperaturas fixa e média do mês. As curvas mostram, de uma maneira geral, uma acentuada ascensão da capacidade fotossintética de 2,2 para 15 klux,

e a partir daí de uma forma menos acentuada, porém ainda ascendente, até 40 klux. É exceção o mês de janeiro que mostra uma estabilidade próximo à máxima luminosidade testada. Em ambas as figuras verifica-se, também, dois agrupamentos de curvas, um para as que correspondem aos meses de junho a outubro, e outro para os demais meses.

FIGURA 21. CURVAS MENSIAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE PINHEIRO-BRAVO EM FUNÇÃO DA INTENSIDADE LUMINOSA ($T = 22,6^{\circ}\text{C}$)

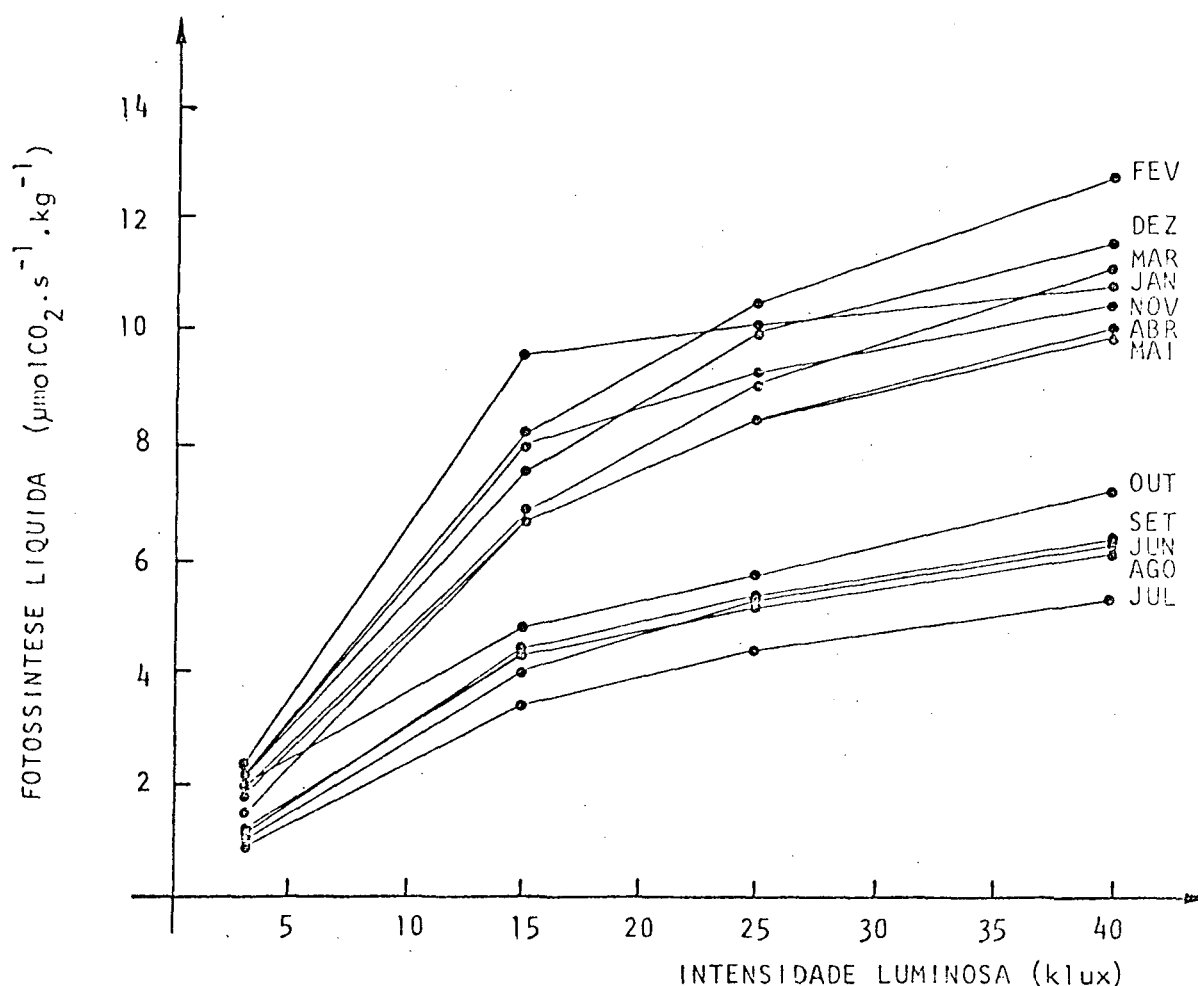
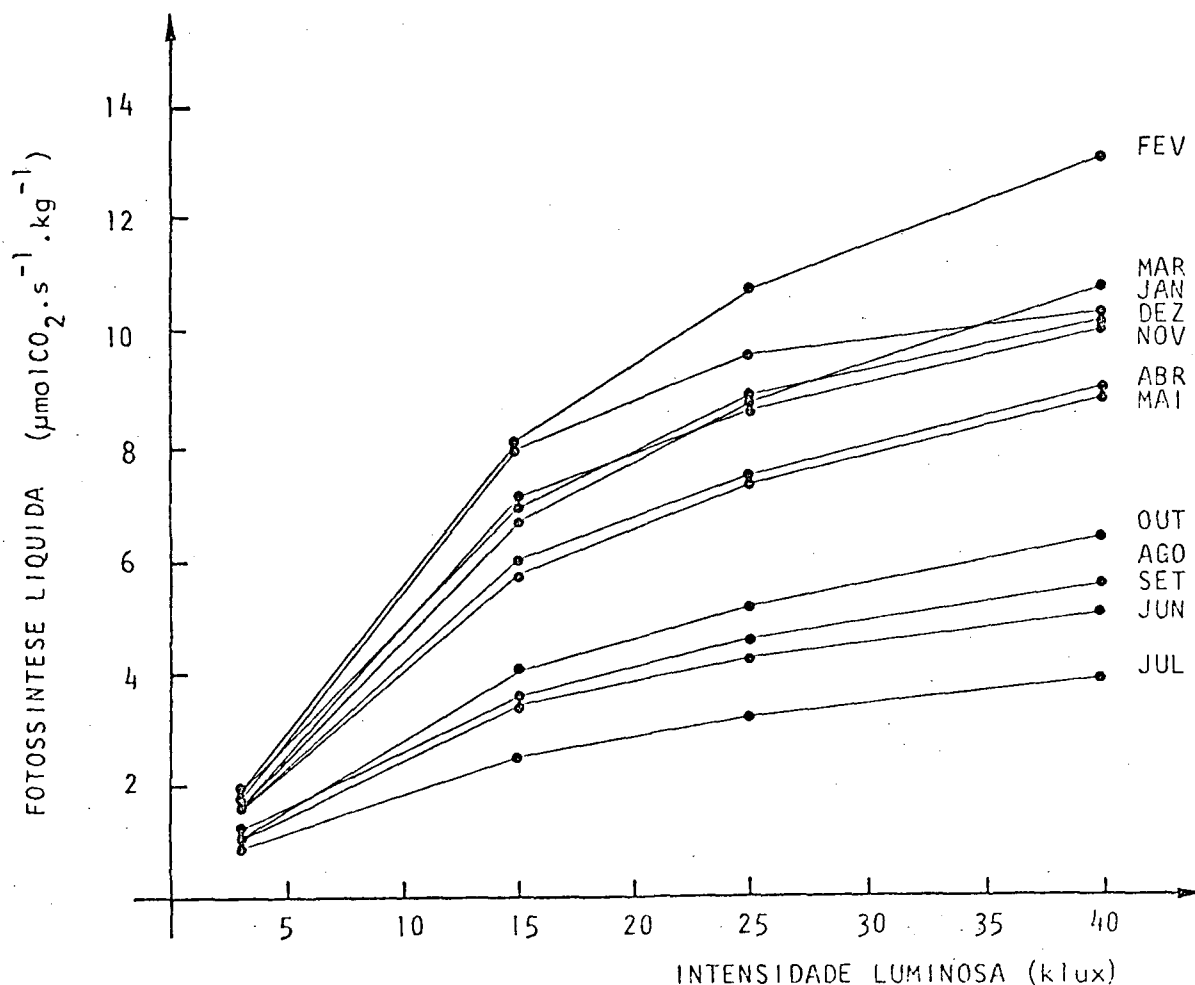


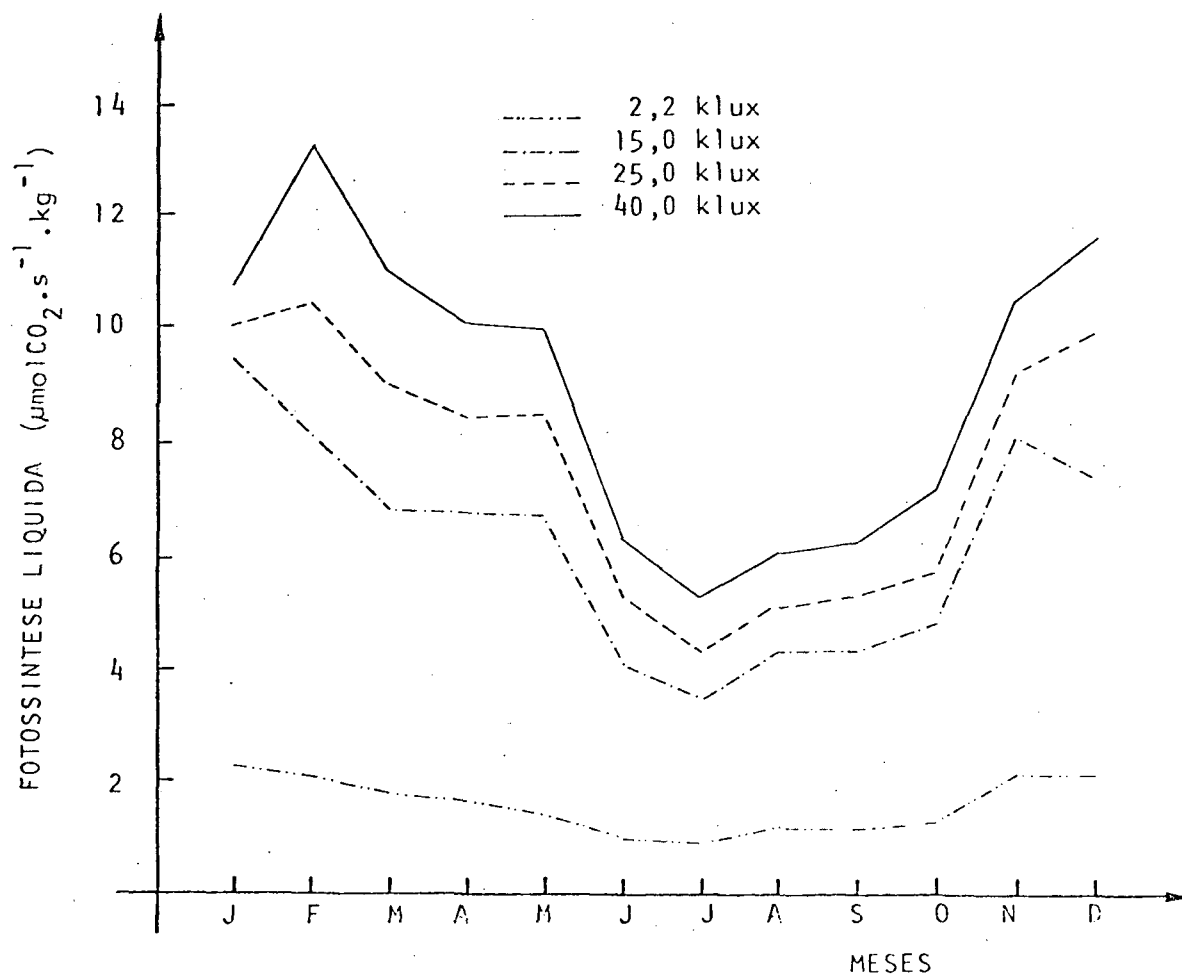
FIGURA 22. CURVAS MENSAIS DE FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE PINHEIRO-BRAVO EM FUNÇÃO DA INTENSIDADE LUMINOSA (T = média do mês)



A variação anual da fotossíntese líquida para os níveis de intensidade luminosa testados, para as temperaturas fixa e média do mês, encontram-se nas FIGURAS 23 e 24.

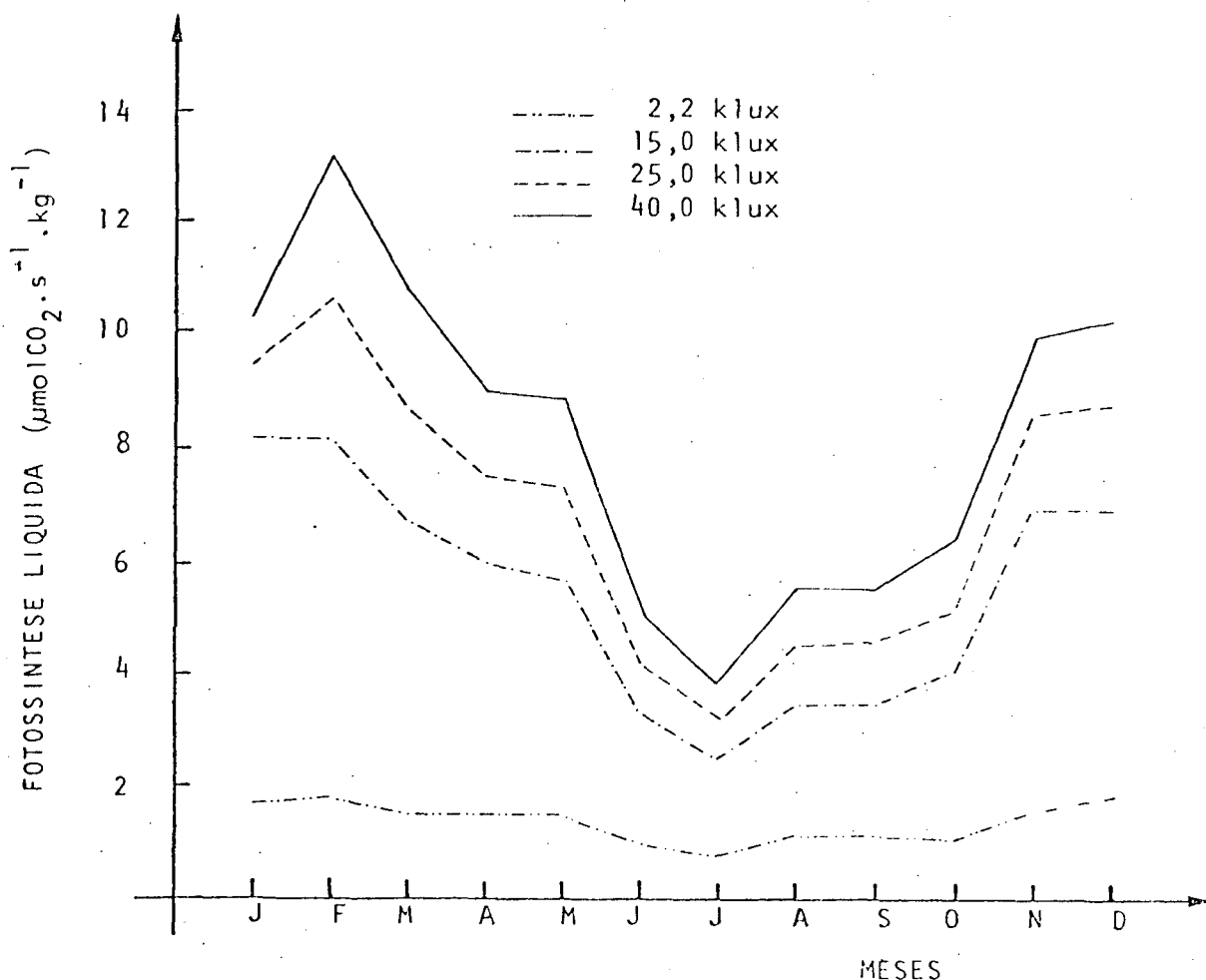
Conforme a FIGURA 23, pode-se observar que, para todos os níveis de intensidade luminosa, a capacidade fotossintética atinge os valores máximos em janeiro-fevereiro e a partir daí decresce até julho, voltando a ser incrementada sensivelmente até o final do ano. Observa-se ainda, que o desempenho fotossintético mostra-se crescente na faixa de 15 para 40 klux.

FIGURA 23. VARIAÇÃO ANUAL DA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE PINHEIRO-BRAVO EM FUNÇÃO DAS INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS ($T = 22,6^{\circ}\text{C}$)



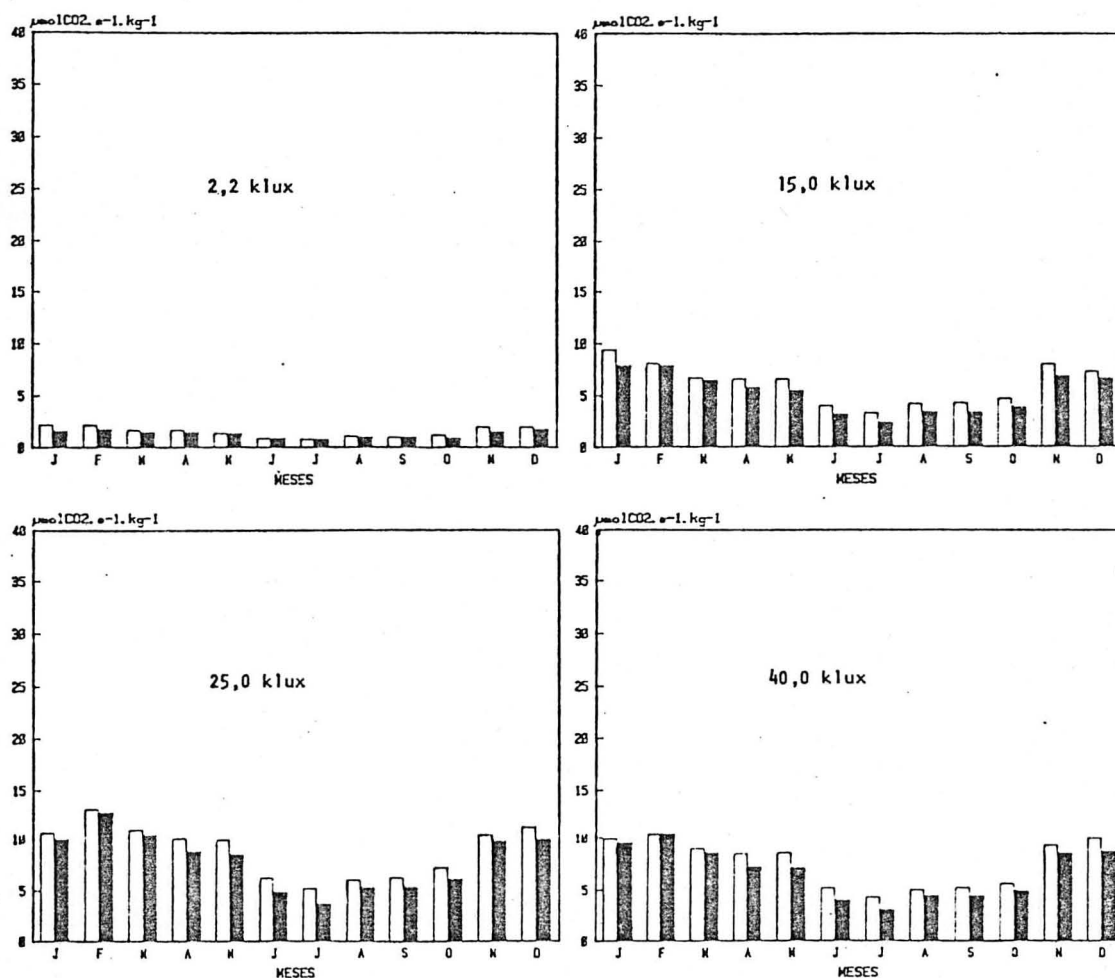
Esta constatação também se manifesta para as mudas condicionadas à temperatura média do mês, FIGURA 24, embora, em termos absolutos, os valores da capacidade fotossintética sejam inferiores.

FIGURA 24. VARIAÇÃO ANUAL DA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE PINHEIRO-BRAVO PARA AS INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS (T = média do mês)



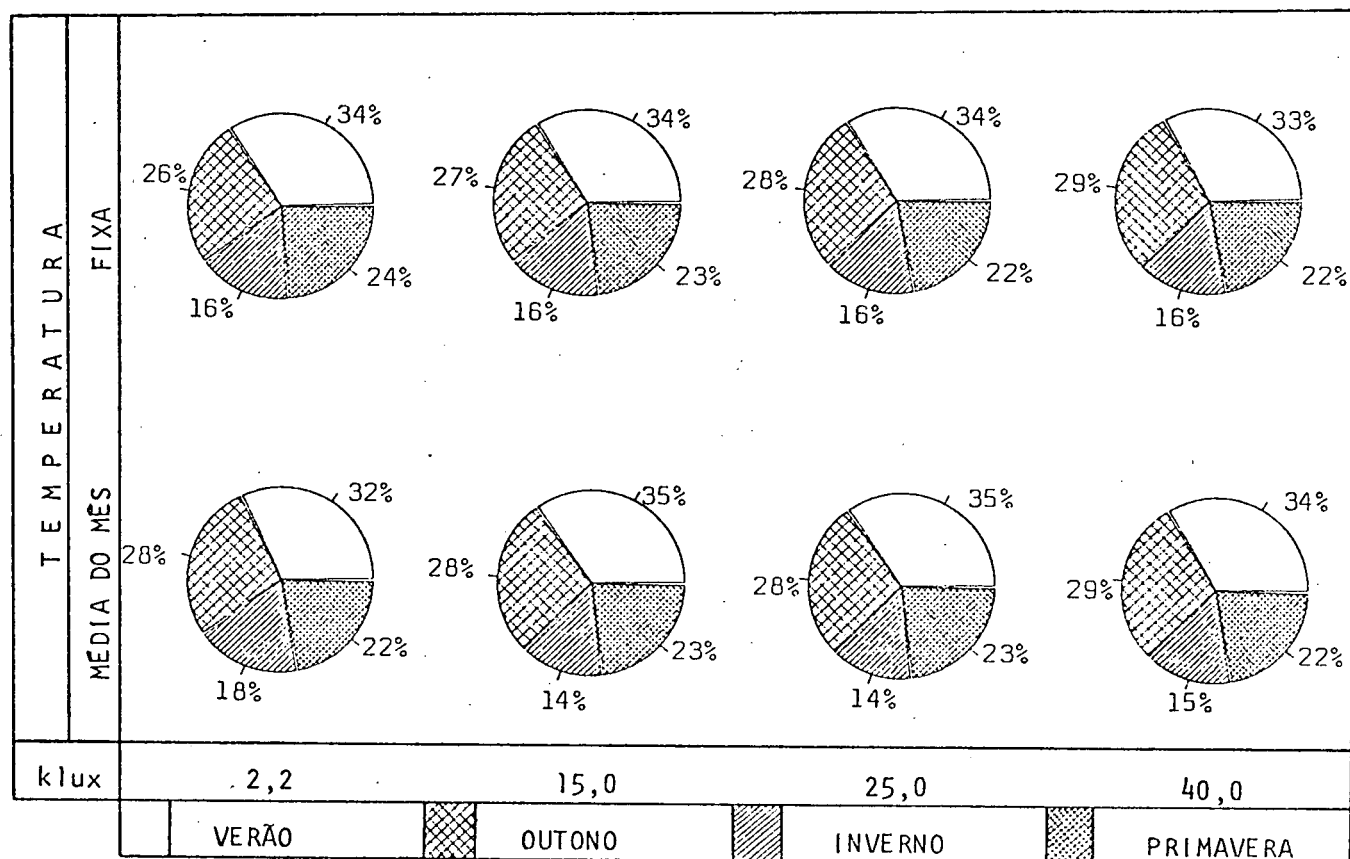
A FIGURA 25 procura mostrar a influência da temperatura no desempenho fotossintético das mudas de pinheiro-bravo. Observa-se que a 2,2 klux os valores se equivalem ao longo do ano e que pequenas diferenças ocorrem nos meses correspondentes ao verão. No entanto, a partir de 15 klux até a máxima intensidade luminosa testada, o desempenho fotossintético mostra-se diferenciado ao longo do ano, culminando com diferenças de até 30%.

FIGURA 25. DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DE PINHEIRO-BRAVO SUBMETIDO AS TEMPERATURAS FIXA (CLARO) E MÉDIA DO MÊS (ESCURO), PARA AS DIFERENTES INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS



Em função da variação anual da fotossíntese líquida apresentada pelas mudas de pinheiro-bravo, verifica-se, na FIGURA 26, que do montante fotossintético produzido durante o ano, aproximadamente 33% ocorre no verão, 28% no outono, 23% na primavera e 16% no inverno, tomando-se como base tanto a temperatura fixa como a média do mês.

FIGURA 26. DISTRIBUIÇÃO DA PRODUÇÃO FOTOSSINTÉTICA DE PINHEIRO-BRAVO, NAS DIFERENTES ESTAÇÕES DO ANO POR INTENSIDADE LUMINOSA E TEMPERATURA



4.4.2 Respiração

A respiração avaliada em função da temperatura é apresentada na TABELA 13. Mediante a comparação das médias, verifica-se que as taxas mais elevadas ocorrem em dezembro e janeiro e as mais baixas de março a outubro, quando condicionadas pela temperatura fixa. Já em relação à temperatura média do mês, as maiores taxas respiratórias ocorrem no mês de janeiro e as menores de fevereiro a outubro.

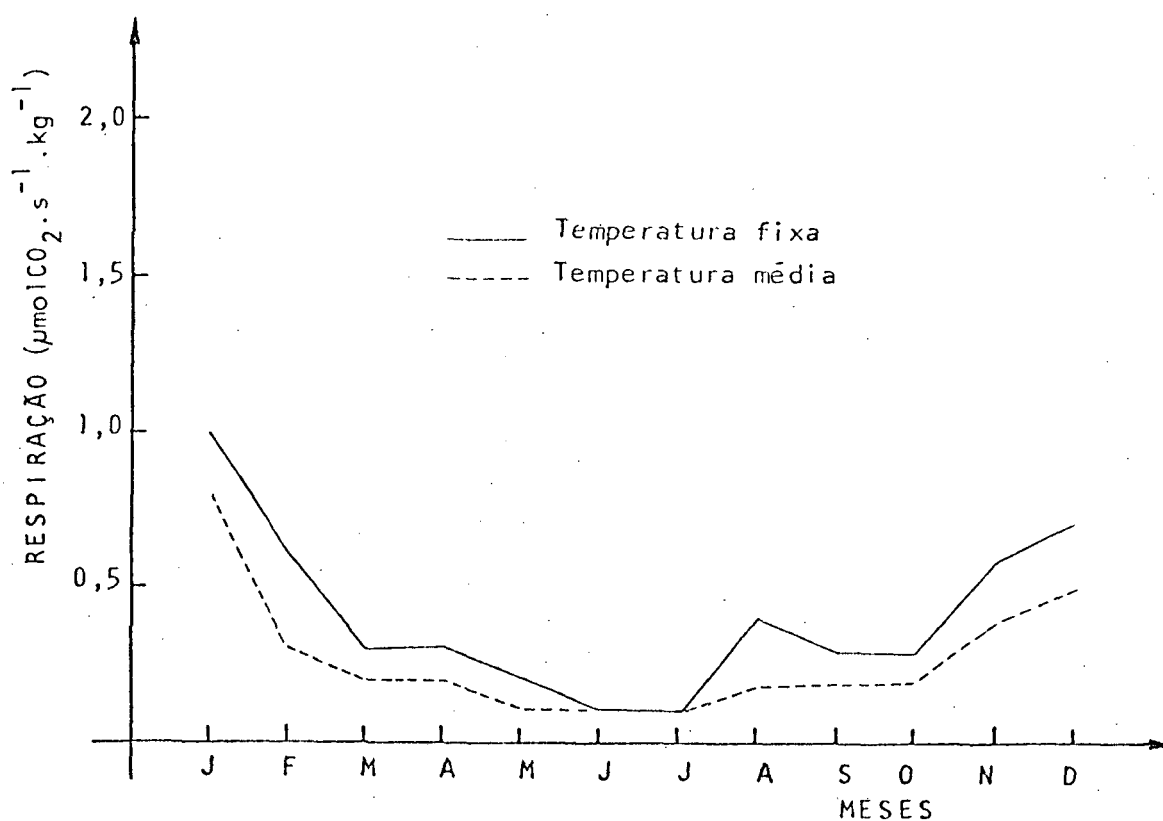
TABELA 13. VALORES MÉDIOS MENSAIS DA RESPIRAÇÃO ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) DE PINHEIRO-BRAVO, EM FUNÇÃO DAS TEMPERATURAS FIXA E MÉDIA DO MÊS

Temperatura	M e s e s											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
	A	B	CD	CD	CD	D	D	BC	CD	CD	B	AB
Fixa	1,0	0,6	0,3	0,3	0,2	0,1	0,1	0,4	0,3	0,3	0,6	0,7
	A	BC	C	C	C	C	C	BC	C	C	B	B
Média do mês	0,8	0,3	0,2	0,2	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2	0,2	0,4	0,5

As médias seguidas pela mesma letra horizontalmente não diferem entre si, ao nível de 95% de probabilidade.

A variação anual da respiração, para ambas as temperaturas, pode ser observada na FIGURA 27. Nota-se que a temperatura fixa provoca taxas respiratórias superiores à temperatura média do mês e que ambas proporcionam taxas idênticas e menores durante os meses de junho e julho.

FIGURA 27. VARIAÇÃO ANUAL DA RESPIRAÇÃO DE PINHEIRO-BRAVO PARA AMBAS AS TEMPERATURAS TESTADAS



4.4.3 Ponto de compensação lumínico

Os valores do ponto de compensação lumínico, em função de ambas as temperaturas, encontram-se na TABELA 14. Observa-se que os valores variam de 150 lux (julho) a 650 lux (janeiro), mostrando-se inferiores quando avaliados em função da temperatura média do mês.

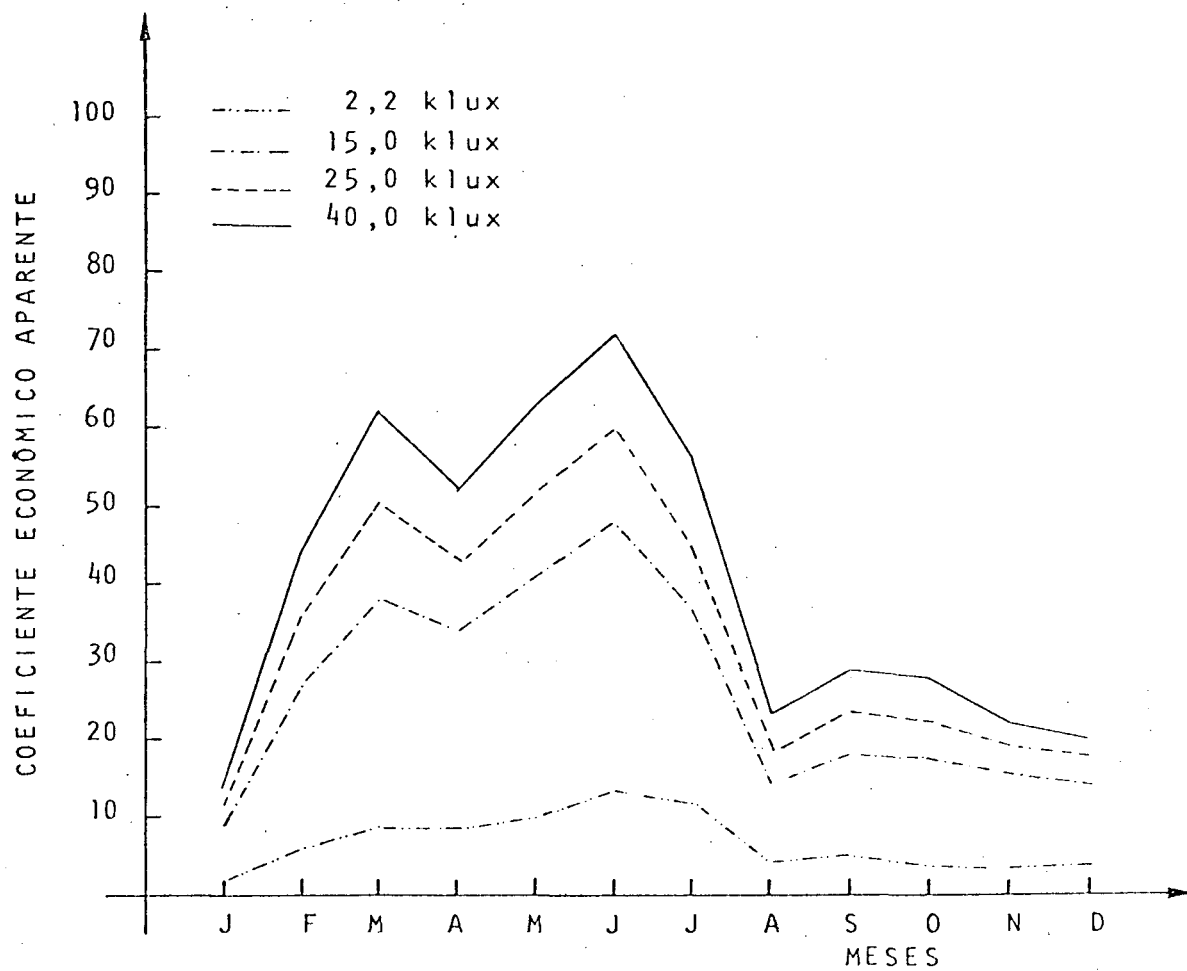
TABELA 14. VALORES MÉDIOS MENSAIS DO PONTO DE COMPENSAÇÃO LUMÍNICO (lux)
DE PINHEIRO-BRAVO PARA AS TEMPERATURAS FIXA E MÉDIA MENSAL

Temperatura	M e s e s											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Fixa	650	500	300	300	350	200	150	550	450	400	500	500
Média do mês	650	300	250	250	200	150	150	450	400	400	500	450

4.4.4 Coeficiente econômico aparente

O coeficiente econômico aparente, conforme mostra a FIGURA 28, apresenta uma grande variação, concentrando os valores mais baixos nos meses correspondentes ao verão e os mais elevados no início do inverno. Verifica-se ainda, que os valores do coeficiente são dependentes do nível de intensidade luminosa em que as plantas foram submetidas.

FIGURA 28. VARIAÇÃO ANUAL DO COEFICIENTE ECONÔMICO APARENTE (FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA/RESPIRAÇÃO NA ESCURIDÃO) DE PINHEIRO-BRAVO, PARA AS INTENSIDADES LUMINOSAS TESTADAS



5 DISCUSSÃO

5.1 *Cabralea canjerana*

5.1.1 Fotossíntese líquida

O desenvolvimento das curvas fotossintéticas, FIGURAS 5 e 6, caracteriza uma alta dependência das mudas de canjerana à luz quando submetidas à intensidades de 2 a 15 klux, uma vez que ocorre uma ascendência significativa nesta faixa. No entanto, a medida que a luminosidade é intensificada, a eficiência fotossintética não se processa de uma forma tão expressiva, evidenciando inclusive um platô quando as plantas encontram-se sob intensidades de 25 para 40 klux, dando indicativos que atingiram o ponto de saturação lumínico. Isto significa que, para esta espécie, intensidades luminosas próximas a 25 klux promovem uma estabilização na reação fotossintética e que a velocidade de fixação de CO_2 já não se encontra limitada por processos fotoquímicos e sim através dos enzimáticos e do suprimento de CO_2 (LARCHER³⁹).

As curvas fotossintéticas obtidas, devido a sua configuração e ao nível de intensidade luminosa que promove a saturação lumínica, demonstram caráter umbrófilo da espécie na fase juvenil. Neste particular, são exceções as curvas correspondentes aos meses de fevereiro e outubro, já que a saturação sobrevém ao nível máximo testado. Esta tendência em requerer

luminosidades diferentes para atingir um desempenho fotossintético máximo no decorrer do período vegetativo, foi também observado por KUNSTLE³⁸, estudando *Pseudotsuga menziesii*. Tal comportamento poderia estar associado a mudanças ontogenéticas das folhas, a exemplo do que foi verificado por BORMAN³ com acículas de *Pinus*, em que as mais velhas apresentaram uma saturação lumínica superior às consideradas novas. No presente caso, é de supor que folhas com distintos estágios de maturação tenham sido avaliadas durante o período de obtenção dos dados, mesmo tendo-se o cuidado de eliminar aquelas que aparentavam ser jovens.

Deve ser considerado ainda, que as exigências lumínicas das espécies poderão variar não só motivadas pela ontogenia mas também pela influência de fatores climáticos que se tornam mais eficientes em determinados períodos do ano. Esta alternativa poderia justificar a interação significativa observada entre os tratamentos. De qualquer forma, o comportamento das mudas de canjerana permite supor que a espécie apresenta uma tendência a se adaptar fisiologicamente às condições de luminosidade mais intensa, sem que isto implique na saturação da capacidade fotossintética, como comprovam as taxas dos meses de fevereiro e outubro.

Estes resultados aparentemente ambíguos, na verdade retratam o comportamento da espécie em condições naturais (INOUE *et alii*²⁴). A ocorrência de regenerações em clareiras ou até mesmo em capoeirões significa que os níveis de luminosidade, mesmo debilitados por uma vegetação rala, são muito mais altos que os disponíveis em estágios sucessionais mais avançados.

Por outro lado, quando as mudas de canjerana são submetidas ao nível inferior de luz (2,2 klux) apresentam um desempenho fotossintético positivo, indicando que o ponto de compensação lumínico encontra-se a níveis de intensidade luminosa ainda mais baixos. Tal afirmativa pode ser confirmada na TABELA 6, onde, para ambas as temperaturas, o ponto de compensação lumínico varia de 150 lux no inverno a 600 lux no verão. Estes valores ajustam-se à afirmativa feita por LARCHER³⁹ de que o ponto de compensação para espécies umbrófilas situa-se entre 300 e 600 lux.

As informações decorrentes do ponto de compensação demonstram a plasticidade da espécie em aproveitar ampla faixa de energia luminosa, mantendo um balanço positivo de CO₂ em condições de luminosidade ambiental fraca. Ressalta-se ainda que durante o inverno, por apresentar um ponto de compensação lumínico mais baixo, poderá, a princípio, compensar o menor fotoperíodo característico nesta estação.

Com relação à variação anual da fotossíntese líquida, FIGURAS 7 e 8, observa-se, para todos os níveis de luminosidade testados, que os maiores quantitativos são obtidos no verão e a partir de fevereiro ocorre uma queda substancial até julho voltando a ser incrementada até o final do ano. Tal comportamento caracteriza uma nítida variação sazonal das taxas de fotossíntese, tendo como consequência um desempenho de 3 a 4 vezes inferior durante o inverno, embora ainda mantenha, no mês mais crítico, um balanço de CO₂ positivo. HELMS²¹ observou para árvores de *Pseudotsuga menziesii* que a assimilação líquida no inverno corresponde aproximadamente de 1/6 a 1/20 da assimilação total, em 2 anos consecutivos. No presente tra-

balho , o montante produzido de fotossíntese líquida, para os níveis de luminosidade testados, varia com a estação do ano. 38% concentra-se no verão, 23% na primavera, 27% no outono e apenas 12% no inverno, baseando-se na temperatura média do mês (FIGURA 10). Esta constatação reafirma o conhecimento de que determinadas práticas silviculturais só devem ser executadas na estação conveniente do ano.

A variação sazonal da fotossíntese, por ser um importante parâmetro fisiológico relacionado à produção de matéria seca, foi estudada por diversos pesquisadores normalmente envolvendo espécies de interesse econômico do Hemisfério Norte. Neste particular, destacam-se os trabalhos executados por LEDIG⁴⁰⁻¹, MCGREGOR & KRAMER⁵², BOURDEAU⁴⁻⁵, MOORE *et alii*⁵⁴, STEINHÜBEL & HALAS⁶⁷, LEDIG & BOTKIN⁴² e outros. De uma maneira geral, o comportamento das espécies mencionadas por estes autores apresentam um acréscimo nas taxas fotossintéticas durante a primavera, atingindo o máximo no verão, após o que ocorre um decréscimo no outono proporcionando, em muitos casos, valores negativos no inverno.

Conforme BORDEAU⁵, KRAMER & KOZLOWSKI³⁵, a redução da capacidade fotossintética pode estar associada ao declínio do conteúdo de clorofila, às mudanças na viscosidade do protoplasma e as outras modificações vinculadas ao rigor do inverno, induzidas pelas baixas temperaturas mínimas.

No presente trabalho, como pode ser visto no APÊNDICE 2, obteve-se uma alta correlação entre as taxas fotossintéticas e a média das temperaturas mínimas mensais. Esta informação adequa-se à afirmativa feita por BORDEAU⁵ de que as temperaturas mínimas exercem uma influência no desempenho fotos-

sintético em plantas mantidas em condições de campo, mesmo que levadas no momento da avaliação ao laboratório e mantidas sob condições de temperatura padrão. Neste sentido, como pode ser observado na FIGURA 9, embora as temperaturas testadas tenham exercido efeito diferenciado sobre o desempenho fotossintético das plantas, em alguns casos de até 50%, a manutenção de uma temperatura fixa não evitou a tendência de obter taxas inferiores no inverno.

O padrão sazonal de variação da capacidade fotossintética, mesmo que modifique de um ano para o outro devido às diferenças em área foliar e das condições climáticas predominantes, sempre se mostra presente, pois parece obedecer a um ritmo endógeno da planta (BORDEAU⁵ e HELMS²¹).

As curvas de variação anual de fotossíntese líquida, especialmente as que representam as condições de temperatura média mensal, FIGURA 8, exibem uma substancial diferença entre os valores obtidos a 2,2 klux e os demais níveis de luz testados.

As condições de luminosidade no interior dos povoamentos naturais, em termos absolutos, raramente exibem valores superiores aos 2,2 klux simulados, embora haja variações em função de sua estrutura, composição florística, forma e número de folhas, idade, nebulosidade, etc. Em tal situação, torna-se difícil supor que as regenerações de canjerana possam apresentar um desempenho satisfatório sem que ocorra a interferência efetiva dos silvicultores através de um manejo adequado, a fim de possibilitar melhores condições de luminosidade para o crescimento da espécie. Esta observação é também válida para as duas outras espécies envolvidas neste estudo.

5.1.2 Respiração

Na FIGURA 11, observa-se que a temperatura fixa provoca taxas respiratórias sempre superiores às aquelas obtidas com a temperatura média do mês. A diferença justifica-se porque a respiração depende em grande parte da temperatura, ao contrário da fotossíntese que está sujeita à interação complexa dos fatores ambientais. Como a temperatura fixa de $22,6^{\circ}\text{C}$ foi sempre superior à temperatura média do mês, com diferenças de até 10°C no inverno, é natural que as taxas respiratórias tenham apresentado valores distintos.

Constata-se ainda que as taxas respiratórias apresentam uma queda substancial de janeiro a julho e a partir daí ocorre um aumento até o final do ano. Esta tendência é bastante expressiva para as mudas de canjerana, uma vez que do montante respirado anualmente, em termos médios e para ambas as temperaturas, 43% ocorre no verão, 20% no outono, 7% no inverno e 30% na primavera. Tais variações implicam em valores estatisticamente distintos (TABELA 5) decorrentes da influência exercida pela temperatura ambiental e da atividade fisiológica da própria planta (KRAMER & KOZLOWKI³⁵). Resultados semelhantes também foram obtidos por KINERSON³² e BORDEAU⁵ para *Pinus taeda* e *Tsuga canadensis*, respectivamente.

5.1.3 Coeficiente econômico aparente

A FIGURA 5 mostra que para as intensidades luminosas de 15 a 40 klux os coeficientes são semelhantes ao longo do ano e que os menores valores ocorrem de janeiro a março e de setembro a dezembro, e os mais elevados nos meses complementa-

res. À 2,2 klux, devido ao baixo desempenho fotossintético das plantas, os coeficientes são consideravelmente menores, embora a configuração da curva mostre-se similar às demais intensidades de luz. Em termos absolutos, para os meses de maior atividade metabólica e para as intensidades de 2,2 a 40 klux, os valores obtidos ajustam-se aos observados para *Enterolobium contortisiliquum* (GALVÃO¹⁶), *Mimosa scabrella*, *Peltophorum dubium*, *Schinus terebinthifolius*, *Matayba elaeagnoides* (INOUE & GALVÃO²⁵) e *Cedrela fissilis* (INOUE²⁷). Nos meses correspondentes ao inverno não foram encontrados registros na literatura consultada, para fins comparativos.

A configuração das curvas, de uma maneira geral, demonstra que o efeito da temperatura como inibidor das taxas respiratórias foi mais eficiente que sobre as taxas fotossintéticas nos meses próximos ao inverno. Com isto, provocou um aumento considerável nos coeficientes. Por outro lado, em condições de temperatura mais elevada, as taxas de respiração aumentaram proporcionalmente mais do que as de fotossíntese, tendo como consequência coeficientes menores. Baseado nisto, pode-se dizer que as mudas de canjerana tornam-se mais "econômicas" nos períodos do ano em que as condições ambientais são desfavoráveis, possivelmente como um recurso fisiológico para amenizar tais adversidades.

5.2 *Ilex paraguariensis*

5.2.1 Fotossíntese líquida

O desenvolvimento das curvas para erva-mate, em ambas as temperaturas testadas, FIGURAS 13 e 14, mostra uma ascen-

são da capacidade fotossintética com o aumento da intensidade de luz, sendo que o ponto de saturação lumínico encontra-se próximo a 25 klux. Tal comportamento torna-se estatisticamente evidente durante os meses de junho a dezembro, conforme as TABELAS 7 e 8. Entretanto, nos meses complementares, de janeiro a maio, a saturação lumínica aproxima-se de 40 klux ou excede este nível.

A tolerância da erva-mate na fase juvenil assemelha-se a da canjerana, uma vez que, ao se caracterizar fisiologicamente como umbrófila, devido a saturação lumínica observada, demonstra também uma tendência a adaptar-se a níveis de luz mais intensos. Estas informações ajustam-se às condições lumínicas onde ocorrem regenerações desta espécie (INOUE *et alii*³⁰), como também justificam a tendência dos pequenos proprietários rurais em consorciá-la com culturas agrícolas anuais, especialmente com o milho, e a necessidade de protegê-la quando utilizada em plantios intensivos a céu aberto.

Nas FIGURAS 13 e 14, verifica-se ainda que a erva-mate, quando submetida ao nível de 2,2 klux apresenta um desempenho fotossintético positivo, indicando que o ponto de saturação lumínico encontra-se abaixo desta intensidade, como pode ser confirmado na TABELA 10. No presente caso, para ambas as temperaturas testadas, o ponto de compensação lumínico varia de 350 a 900 lux. Estes valores, embora sejam superiores aos obtidos para canjerana, encontram-se abaixo dos definidos para espécies heliôfilas, que segundo LARCHER³⁹ variam de 1000 a 1500 lux. Com isto, o ponto de compensação lumínico, além de se tornar um parâmetro auxiliar na definição da tolerância, permite constatar a plasticidade da erva-mate em manter uma

assimilação líquida em condições de luminosidade ambiental fraca.

Analisando as curvas da variação anual da fotossíntese líquida, FIGURAS 15 e 16, observa-se, para todos os níveis de luz, que os maiores valores ocorrem no verão e, a partir de fevereiro, registra-se uma queda significativa nas taxas até agosto-setembro, voltando a ascender até dezembro. Tais variações são decorrentes de um ritmo endógeno da planta motivadas principalmente pelas temperaturas mínimas registradas (BOURDEAU⁵ e HELMS²³). No APÊNDICE 2 pode-se observar a correlação entre o desempenho fotossintético e a média das temperaturas mínimas mensais, para os níveis de luminosidade testados.

Da nítida variação sazonal manifestada pela espécie constata-se, na FIGURA 18, que da produção fotossintética anual 47% ocorre no verão, 23% no outono, 20% na primavera e apenas 10% no inverno, tomando-se como base a temperatura média anual.

A literatura científica^{8,44} indica a possível correlação juvenil adulta, tomando a produção fotossintética na fase juvenil como parâmetro para prever crescimento e produção de madeira em fase adulta.

Sob esta premissa, torna-se desaconselhável a recente orientação, por parte do Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal (IBDF), embora ainda não oficialmente legalizada, de exploração dos ervais no período correspondente à "safrinha". A referida orientação, se por um lado é correta ao reduzir em dois meses o período convencional de exploração - de maio a outubro para junho a setembro - por outro,

autoriza também o corte de dezembro a fevereiro. Este procedimento certamente foi motivado por pressões das empresas erva-teiras com objetivos econômicos imediatos levados pelo crescente consumo de erva-mate no Sul do Brasil, sem uma necessária fundamentação técnica que atestasse a coerência desta medida.

Como ca. 50% do desempenho fotossintético ocorre justamente no período da "safrinha" (verão) e apenas 10 a 20% no período de exploração convencional (inverno-primavera), tal procedimento implica em reduzir de 2,5 a 5 vezes a produção assimilatória das plantas. Isto poderá colocar em risco não só a distribuição de assimilados para a formação de novas folhas, objeto da exploração, como também, mediante a menor acumulação de reservas, debilitar precocemente as erva-teiras. Não se leva aqui em consideração ainda a implicação bioquímica deste procedimento, que leva a diferenças na qualidade do produto.

Também é oportuno levantar a hipótese de que a exploração no período da "safrinha" poderia tornar as erva-teiras mais suscetíveis ao ataque de pragas e doenças. Esta suspeita se concretizaria mediante o desequilíbrio de compostos secundários de auto-defesa (JANSEN³¹) associado ao favorecimento climático que normalmente os insetos, fungos e bactérias encontram no verão.

Sob o ponto de vista econômico, a exploração em um período inadequado, implica em prejuízos evidentes, tanto pela debilitação precoce como pela menor quantidade de arrobas obtida por erva-teira. Como o peso é o parâmetro usado na comercialização da erva-mate e as folhas apresentam um

peso específico foliar (FIGURA 4) de 0,60 na "safrinha" e de 0,85 na época convencional, há uma perda de 30% para todo o material cortado que se encontra no estágio de franco desenvolvimento.

5.2.2 Respiração

Devido à forte influência que a temperatura exerce sobre a respiração, as taxas respiratórias mensais de erva-mate, condicionadas pela temperatura fixa encontram-se sempre superiores às da temperatura média do mês (FIGURA 19), a exemplo do que ocorrem com as mudas de canjerana.

O desenvolvimento da curva anual da respiração caracteriza-se por uma variação estatisticamente significativa, determinando um comportamento sazonal decorrente das taxas respiratórias de julho e agosto serem de 5 a 10 vezes inferiores às detectadas em janeiro (TABELA 9). Do montante respirado durante o ano, para ambas as temperaturas testadas, 42% ocorre no verão, 27% no outono, 8% no inverno e 23% na primavera. Estas diferenças, segundo KRAMER & KOZLOWSKI³⁵, devem-se à atividade fisiológica da planta, estimulada pelas temperaturas predominantes no decorrer das avaliações.

5.2.3 Coeficiente econômico aparente

A variação anual do coeficiente econômico aparente para as luminosidades de 2,2 a 40 klux, FIGURA 20, mostra-se menos acentuada que a verificada para as demais espécies estudadas.

Sob altas intensidades luminosas as mudas de erva-mate apresentam coeficientes que variam de 6 em setembro a

34 em julho, acompanhando as nuances do desempenho fotossintético e respiratório mensal. Já a 2,2 klux, o coeficiente econômico aparente mantém-se próximo a 2, durante quase todo o ano. Os resultados indicam que a espécie apresenta uma utilização mais econômica dos carboidratos na medida do aumento da luz, embora os coeficientes, com raras exceções, sejam similares para as intensidades de 15 a 40 klux.

5.3 *Podocarpus lambertii*

5.3.1 Fotossíntese líquida

O desenvolvimento das curvas para pinheiro-bravo, FIGURAS 21 e 22, mostra uma ascensão da capacidade fotossintética com o aumento da intensidade de luz, indicando que o ponto de saturação lumínico excede ao nível máximo testado (40 klux). Nas TABELAS 11 e 12, pode-se obter a comprovação estatística desta afirmativa. Este comportamento evidencia o caráter heliófilo do pinheiro-bravo, representado pela ascensão contínua da curva fotossintética ao longo da faixa de luz testada, alcançando os maiores valores a níveis mais elevados de luz.

Observa-se ainda que o pinheiro-bravo quando submetido a 2,2 klux apresenta um desempenho fotossintético positivo, indicando que o ponto de compensação lumínico encontra-se abaixo desta intensidade. Tal afirmação pode ser confirmada na TABELA 14, em que, para ambas as temperaturas, o ponto de compensação lumínico varia de 150 lux no inverno a 650 lux no verão.

Os valores do ponto de compensação lumínico, a exemplo da canjerana, demonstram que o pinheiro-bravo mantém taxas fotossintéticas positivas em condições de luminosidade muito abaixo das preconizadas para espécies intolerantes, que, segundo LARCHER³⁹, varia de 1000 a 1500 lux. Esta característica associada ao ponto de saturação lumínico, poderiam explicar fisiologicamente a ocorrência de regenerações sob variadas condições de luz, justificando sua presença tanto nos iniciais como nos mais avançados estágios do desenvolvimento sucessional.

Com relação à variação anual da fotossíntese líquida, FIGURAS 23 e 24, para todos os níveis de luminosidade testados, observa-se que os maiores quantitativos são obtidos no verão, e a partir de janeiro-fevereiro ocorre uma queda substancial até julho, voltando a ser incrementada, sensivelmente, até o final do ano. Este comportamento caracteriza uma nítida variação sazonal das taxas fotossintéticas, por razões já mencionadas anteriormente. Assim como para as demais espécies, pode-se observar no APÊNDICE 2 a correlação entre o desempenho fotossintético e a média das temperaturas mínimas mensais, para todos os níveis de luminosidade preconizados.

Em decorrência da variação sazonal constata-se, na FIGURA 26, que da produção fotossintética anual, aproximadamente 33% ocorre no verão, 28% no outono 23% na primavera e 16% no inverno. Das 3 espécies estudadas, o pinheiro-bravo foi a que demonstrou mudanças menos acentuadas na capacidade fotossintética, uma vez que mantém taxas de apenas duas vezes superiores no verão em relação ao inverno. Possivelmente, isto se deva as baixas taxas respiratórias registra-

das de maio a outubro, favorecendo o desempenho fotossintético neste período.

5.3.2 Respiração

O desenvolvimento da curva anual da respiração para as mudas de pinheiro-bravo (FIGURA 27) caracteriza-se por uma redução de janeiro a maio, mantendo-se estável até outubro e a partir daí ascende até o final do período. Em função deste comportamento, 47% do montante respirado anualmente ocorre no verão, 16% no outono, 13% no inverno e 24% na primavera.

5.3.3 Coeficiente econômico aparente

A FIGURA 28 mostra, individualizado para cada nível de luminosidade, que os coeficientes apresentam uma ascensão pronunciada de janeiro até junho e a partir daí reduzem acentuadamente até agosto, estabilizando-se até o final do ano.

O desenvolvimento das curvas do coeficiente econômico aparente, embora assemelhe-se ao observado para canjerana, apresenta algumas peculiaridades, notadamente quanto aos valores registrados e o efeito dos níveis mais elevados de luz sobre a economicidade das mudas de pinheiro-bravo. Sob altas intensidades luminosas, o pinheiro-bravo apresenta coeficientes sempre superiores a 10 e, durante o mês de julho, ultrapassa a 80. Tais valores, se para épocas de alta atividade metabólica são compatíveis com a maioria das espécies já estudadas, durante o inverno mostram-se surpreendentemente

altos, superando tanto a canjerana como a erva-mate, únicas espécies disponíveis para comparação. Os altos coeficientes decorrem da redução das taxas respiratórias em maior proporção que as de fotossíntese líquida, no período.

6 CONCLUSÕES

Neste trabalho estudou-se o efeito da luminosidade e temperatura no desempenho fotossintético e respiratório de *Cabralea canjerana*, *Ilex paraguariensis* e *Podocarpus lambertii*, e se procurou determinar a variação anual da capacidade fotossintética e respiratória das referidas espécies. As principais informações obtidas foram as seguintes:

- 1 canjerana e erva-mate caracterizam-se como umbrófilas na fase juvenil, baseando-se no ponto de compensação e saturação lumínico;
- 2 pinheiro-bravo mostra-se como heliófila na fase juvenil, considerando-se o ponto de saturação lumínico;
- 3 o baixo ponto de compensação lumínico observado para o pinheiro-bravo, possivelmente, justifica a ocorrência de regenerações naturais em condições de baixa luminosidade;
- 4 canjerana, erva-mate e pinheiro-bravo apresentam uma nítida variação sazonal da capacidade fotossintética. Estas espécies apresentam as maiores taxas fotossintéticas no verão, diminuindo-as em direção ao inverno, quando apresentam os menores valores, a partir deste estágio, voltam a ser ascendentes;

5 independente da espécie, as taxas fotossintéticas ao longo do ano obtidas a 2,2 klux são muito inferiores às conseguidas com as demais luminosidades empregadas;

6 do montante anual assimilado pelas plantas, aproximadamente 38% ocorre no verão, 27% no outono, 23% na primavera e 12% no inverno, para canjerana. Para erva-mate, 47% ocorre no verão, 23% no outono, 20% na primavera e 10% no inverno. Para pinheiro-bravo, 33% ocorre no verão, 28% no outono, 23% na primavera e 16% no inverno;

7 a manutenção da temperatura anual fixa, apesar de não inibir a sazonalidade manifestadas pelas espécies quando comparada com a temperatura média anual, provoca alterações quantitativas nas taxas de fotossíntese e respiração.

8 observou-se uma alta correlação entre a média das temperaturas mínimas mensais com a taxa mensal de fotossíntese líquida das três espécies e para todas as luminosidades testadas;

9 as espécies estudadas manifestam uma nítida variação sazonal das taxas respiratórias, cuja tendência é similar a verificada para a fotossíntese líquida;

10 do montante anual respirado pelas plantas, aproximadamente 43% ocorre no verão, 20% no outono, 7% no inverno e 30% na primavera, para canjerana. Para erva-mate, 42% ocorre no verão, 27% no outono, 8% no inverno e 23% na primavera. Para pinheiro-bravo, 47% ocorre no verão, 16% no outono, 13% no inverno e 24% na primavera.

11 baseado no coeficiente econômico aparente, canjerana, erva-mate e pinheiro-bravo, mostram-se mais "econômicas" na utilização dos carboidratos quando submetidas a 40 klux. Constata-se, ainda, que os maiores coeficientes ocorrem sempre no inverno.

Recomendações silviculturais

Baseado nas informações e nas conclusões obtidas, este trabalho possibilita fornecer as seguintes informações de interesse prático imediato:

- 1 devido à umbrofilia comprovada tanto para canjerana como para erva-mate na fase juvenil, recomenda-se um sistema silvicultural compatível com esta característica fisiológica. Para tanto, sugere-se plantios em regime de enriquecimento ou a adoção de sistemas especiais como agrosilvicultura, já que os mesmos poderão proporcionar o sombreamento inicial necessário;
- 2 o pinheiro-bravo, por caracterizar-se como heliófila na fase juvenil, pode suportar perfeitamente plantios a céu aberto ou em condições similares que permitam uma boa disponibilidade de luz. Salienta-se, no entanto, que esta espécie, devido ao baixo ponto de compensação lumínico apresentado, pode também ser usada em condições de baixa luminosidade inicial;
- 3 devido a predominância de baixas luminosidades nos extratos inferiores dos povoamentos nativos e, em função da reduzida capacidade fotossintética apresentada pelas espécies quando

submetidas a 2,2 klux, é aconselhável que os silvicultores adotem medidas adequadas de manejo para assegurar um bom desempenho das três espécies em regenerações naturais;

4 sugere-se intensificar as pesquisas relacionadas com a colheita de erva-mate na "safrinha" (dezembro a fevereiro), pois é no verão que ocorre a metade da produção fotossintética anual, dando indicativos de ser uma prática executada num período desfavorável à espécie;

5 dada a nítida sazonalidade evidenciada pelas plantas torna-se conveniente ajustar a época da aplicação dos tratamentos silviculturais ao período em que as mesmas tenham condições de responder mais favoravelmente.

SUMMARY

Ecophysiological information on the assimilatory performance of seedlings of canjerana - *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart., erva-mate - *Ilex paraguariensis* St. Hil. and pinheiro-bravo - *Podocarpus lambertii* Kl., in relation to light intensity and air temperature are presented. Eighteen month old seedlings were submitted to a combination of two temperatures (fixed, of 22.6°C and variable, according to the mean temperature in Curitiba, of the month of assessment) and to five light conditions (darkness; 2.2, 15, 25 and 40 klux - equivalent to 0, 30.8, 210, 350 and 560 $\mu\text{E.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$). Using an infra-red gas analyser, net photosynthesis, dark respiration, compensation point and apparent economic coefficient were obtained. Photosynthetic performance of canjerana and erva-mate has confirmed their tolerant character. Pinheiro-bravo seedlings have shown their intolerance. The low values of compensation point obtained for pinheiro-bravo could justify some natural regeneration on low light intensity conditions. A clear seasonal variation of net photosynthesis and respiration of seedlings, was observed even submitted to a fixed temperature of the 22.6°C. Out of the total amount assimilated, 38% has occurred during summer, 27% in the fall, 23% in spring and 12% in winter, to canjerana seedlings. For erva-mate, 47% occurred in the summer, 23% in the fall, 20% in spring, and 10% in winter time. For pinheiro-bravo, 33% of assimilation occurred in summer, 28% in the fall, 23% in spring and 16% during winter. With relation to the apparent economic coefficient, studied species were more "economic" on carbohydrates utilization when submitted to 40 klux light intensities. Apparent economic coefficients were always higher in winter. Due to the low photosynthetic performance presented by all three species, when measured at 2.2 klux, foresters should use appropriated management techniques in order to assure a good growth of plants of natural regeneration conditions. As 47% of the photosynthetic production of erva-mate occurs during the summer we suggest that research should be December to February ("safrinha") because data has shown that period as highly inadequate to such practice.

APÊNDICES

APÊNDICE 1

TABELA A1. ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA O PESO ESPECÍFICO FOLIAR DE CANJERANA

Fonte de Variação	GL	SQ	QM	F
Tratamento	11	0,072	0,007	3,06 ^{ns}
Erro	14	0,072	0,002	
Total	45	0,144	0,003	

TABELA A2. ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE CANJERANA (T = 22,6°C)

Fonte de variação	GL	SQ	QM	F
Tratamento	47	98,855	2,103	37,99 *
Meses	11	27,601	2,509	45,33 *
Luminosidade	3	67,138	22,379	404,31 *
Interação	33	4,116	0,125	2,25 ^{ns}
Erro	136	6,528	0,055	
Total	183	106,383	0,581	

TABELA A3. ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE CANJERANA (T = média do mês)

Fonte de variação	GL	SQ	QM	F
Tratamento	47	97,803	2,081	47,63 *
Meses	11	46,505	4,228	96,77 *
Luminosidade	3	42,171	14,057	381,77 *
Interação	33	9,127	0,277	6,33 *
Erro	136	5,941	0,044	
Total	183	103,744	0,567	

TABELA A4. ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A RESPIRAÇÃO DE CANJERANA ($T = 22,6^{\circ}\text{C}$)

Fonte de variação	GL	SQ	QM	F
Tratamento	11	0,178	0,016	36,15 *
Erro	34	0,015	0,001	
Total	45	0,194	0,004	

TABELA A5. ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A RESPIRAÇÃO DE CANJERANA ($T = \text{mê-}$
dia do mês)

Fonte de variação	GL	SQ	QM	F
Tratamento	11	0,109	0,010	39,73 *
Erro	34	0,008	0,001	
Total	45	0,117	0,003	

TABELA A6. ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA O PESO ESPECÍFICO FOLIAR DE ERVA-MATE

Fonte de Variação	GL	SQ	QM	F
Tratamento	11	0,657	0,060	11,58 *
Erro	34	0,175	0,005	
Total	45	0,833	0,019	

TABELA A7. ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE ERVA-MATE
(T = 22,6°C)

Fonte de Variação	GL	SQ	QM	F
Tratamento	47	51,857	1,103	84,04 *
Meses	11	24,887	2,262	172,33 *
Luminosidade	3	21,633	7,211	549,28 *
Interação	33	5,336	0,162	12,31 *
Erro	146	1,785	0,013	
Total	183	53,642	0,293	

TABELA A8. ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE ERVA-MATE
(T = média do mês)

Fonte de Variação	GL	SQ	QM	F
Tratamento	47	44,927	0,956	154,22 *
Meses	11	25,049	2,277	367,38 *
Luminosidade	3	13,970	4,657	751,30 *
Interação	33	5,908	0,179	28,88 *
Erro	136	0,843	0,006	
Total	183	45,770	0,250	

TABELA A9. ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A RESPIRAÇÃO DE ERVA-MATE (T= 22,6°C)

Fonte de Variação	GL	SQ	QM	F
Tratamento	11	0,077	0,007	19,36 *
Erro	34	0,012	0,001	
Total	45	0,088	0,002	

TABELA A10. ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA RESPIRAÇÃO DE ERVA-MATE (T = média do mês)

Fonte de Variação	GL	SQ	QM	F
Tratamento	11	0,055	0,005	21,11 *
Erro	34	0,008	0,001	
Total	45	0,063	0,001	

TABELA A11. ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA O PESO ESPECÍFICO FOLIAR DE PINHEIRO-BRAVO

Fonte de Variação	GL	SQ	QM	F
Tratamento	11	1,551	0,141	18,45 *
Erro	34	0,259	0,008	
Total	45	1,810	0,043	

TABELA A12. ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE PINHEIRO-BRAVO (T= 22,6°C)

Fonte de Variação	GL	SQ	QM	F
Tratamento	47	20,719	0,441	40,04 *
Meses	11	5,457	0,496	45,06 *
Luminosidade	3	13,961	4,654	422,77 *
Interação	33	1,300	0,039	3,58 ns
Erro	136	1,497	0,011	
Total	183	22,216	0,121	

TABELA A13. ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA DE PINHEIRO-BRAVO (T = média do mês)

Fonte de variação	GL	SQ	QM	F
Tratamento	47	18,725	0,398	40,94 *
Meses	11	6,014	0,547	56,19 *
Luminosidade	3	11,114	3,705	380,78 *
Interação	33	1,596	0,048	4,97 ns
Erro	136	1,323	0,010	
Total	183	20,049	0,110	

TABELA A14. ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A RESPIRAÇÃO DE PINHEIRO-BRAVO
(T = 22,6°C)

Fonte de Variação	GL	SQ	QM	F
Tratamento	11	0,024	0,002	24,00 *
Erro	34	0,003	0,001	
Total	45	0,027	0,001	

TABELA A15. ANÁLISE DA VARIÂNCIA PARA A RESPIRAÇÃO DE PINHEIRO-BRAVO
(T = média do mês)

Fonte de Variação	GL	SQ	QM	F
Tratamento	11	0,015	0,001	29,72 *
Erro	34	0,001	0,001	
Total	45	0,017	0,001	

APÊNDICE 2

TABELA A16. EQUAÇÕES AJUSTADAS PARA ESTIMAR A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (F) EM $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ EM FUNÇÃO DA MÉDIA DAS TEMPERATURAS MÍNIMAS MENSAS (Tmin) EM $^{\circ}\text{C}$, PARA OS DIFERENTES NÍVEIS DE TEMPERATURA E LUMINOSIDADE TESTADOS (CANJERANA).

	Luminosidade (klux)	Equação	r	S _{xy}
(I)	2,2	F= -0,8394 + 0,4753 Tmin	0,859	0,94
	15,0	F= 3,1230 + 1,1793 Tmin	0,834	2,60
	25,0	F= 3,1256 + 1,3176 Tmin	0,849	2,73
	40,0	F= 3,2673 + 1,4058 Tmin	0,854	2,85
(II)	2,2	F= -4,4368 + 0,8855 Tmin - 0,0183 Tmin ²	0,937	0,50
	15,0	F= -6,7437 + 1,6903 Tmin	0,849	2,92
	25,0	F= -6,5545 + 1,7900 Tmin	0,870	2,98
	40,0	F= -6,3642 + 1,8676 Tmin	0,874	2,96

(I) Temperatura fixa (II) Temperatura média do mês

TABELA A17. EQUAÇÕES AJUSTADAS PARA ESTIMAR A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (F) EM $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ EM FUNÇÃO DA MÉDIA DAS TEMPERATURAS MÉDIAS MENSAS (Tmed) EM $^{\circ}\text{C}$, PARA OS DIFERENTES NÍVEIS DE TEMPERATURA E LUMINOSIDADE TESTADOS (CANJERANA)

	Luminosidade (klux)	Equação	r	S _{xy}
(I)	2,2	F= -18,8153 + 2,2012 Tmed - 0,0471 Tmed ²	0,710	1,04
	15,0	F= -51,7590 + 6,6179 Tmed - 0,1478 Tmed ²	0,601	2,83
	25,0	F= -52,3693 + 6,7581 Tmed - 0,1486 Tmed ²	0,639	3,12
	40,0	F= -56,3005 + 7,2845 Tmed - 0,1604 Tmed ²	0,627	3,34
(II)	2,2	F= -15,5334 + 1,7410 Tmed - 0,0368 Tmed ²	0,760	0,74
	15,0	F= -80,9658 + 9,0935 Tmed - 0,2042 Tmed ²	0,557	4,37
	25,0	F= -83,6165 + 9,4713 Tmed - 0,2124 Tmed ²	0,569	4,40
	40,0	F= -84,2810 + 9,6102 Tmed - 0,2145 Tmed ²	0,580	4,60

(I) Temperatura fixa (II) Temperatura média do mês

TABELA A18. EQUAÇÕES AJUSTADAS PARA ESTIMAR A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (F) EM $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ EM FUNÇÃO DA MÉDIA DAS TEMPERATURAS MÁXIMAS (Tmax) EM $^{\circ}\text{C}$, PARA OS DIFERENTES NÍVEIS DE TEMPERATURA E LUMINOSIDADE TESTADOS (CANJERANA)

	Luminosidade (klux)	Equação	r	S _{xy}
(I)	2,2	F= -4,9681 + 0,4195 Tmax	0,774	1,16
	15,0	F= -8,4077 + 1,0965 Tmax	0,791	2,88
	25,0	F= -10,0680 + 1,2386 Tmax	0,815	2,99
	40,0	F= -11,3352 + 1,3442 Tmax	0,834	3,04
(II)	2,2	F= -5,0018 + 0,3572 Tmax	0,822	0,84
	15,0	F= -21,1307 + 1,4792 Tmax	0,758	4,34
	25,0	F= -22,3287 + 1,5897 Tmax	0,789	4,26
	40,0	F= -23,6059 + 1,6925 Tmax	0,808	4,20
(I) Temperatura fixa		(II) Temperatura média do mês		

TABELA A19. EQUAÇÕES AJUSTADAS PARA ESTIMAR A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (F) EM $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ EM FUNÇÃO DA MÉDIA DAS TEMPERATURAS MÍNIMAS MENSALIS (Tmin) EM $^{\circ}\text{C}$, PARA OS DIFERENTES NÍVEIS DE TEMPERATURA E LUMINOSIDADE TESTADOS (ERVA-MATE)

	Luminosidade (klux)	Equação	r	S _{xy}
(I)	2,2	F= -1,1072 + 0,2380	0,788	0,62
	15,0	F= -18,7297 + 3,6595 Tmin - 0,1070 Tmin	0,765	3,38
	25,0	F= -19,2393 + 3,7263 Tmin - 0,1003 Tmin	0,746	3,42
	40,0	F= -5,0934 + 1,3449 Tmin	0,791	3,47
(II)	2,2	F= -0,7565 + 0,1868 Tmin	0,774	0,51
	15,0	F= -4,8858 + 1,0009 Tmin	0,734	3,02
	25,0	F= -6,6986 + 1,2496 Tmin	0,788	3,26
	40,0	F= -7,7105 + 1,4046 Tmin	0,808	3,42

(I) Temperatura fixa

(II) Temperatura média do mês

TABELA A20. EQUAÇÕES AJUSTADAS PARA ESTIMAR A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (F) EM $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ EM FUNÇÃO DA MÉDIA DAS TEMPERATURAS MÉDIAS MENSALIS (Tmed) EM $^{\circ}\text{C}$, PARA OS DIFERENTES NÍVEIS DE TEMPERATURA E LUMINOSIDADE TESTADOS (ERVA-MATE)

	Luminosidade (klux)	Equação	r	S _{xy}
(I)	2,2	F= -11,9785 + 1,3303 Tmed - 0,0302 Tmed ²	0,487	0,73
	15,0	F= -55,7933 + 6,3892 Tmed - 0,1488 Tmed ²	0,360	3,51
	25,0	F= -67,7126 + 7,6703 Tmed - 0,1778 Tmed ²	0,414	3,62
	40,0	F= -72,9986 + 8,2338 Tmed - 0,1893 Tmed ²	0,457	3,96
(II)	2,2	F= -9,8454 + 1,1042 Tmed - 0,0252 Tmed ²	0,466	0,58
	15,0	F= -54,1032 + 5,9996 Tmed - 0,1380 Tmed ²	0,410	3,51
	25,0	F= -65,8784 + 7,2505 Tmed - 0,1662 Tmed ²	0,443	3,90
	40,0	F= -70,0027 + 7,6981 Tmed - 0,1754 Tmed ²	0,463	4,30

(I) Temperatura fixa

(II) Temperatura média do mês

TABELA A21. EQUAÇÕES AJUSTADAS PARA ESTIMAR A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (F) EM $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ EM FUNÇÃO DA MÉDIA DAS TEMPERATURAS MÁXIMAS MENSALIS (Tmax) EM $^{\circ}\text{C}$, PARA OS DIFERENTES NÍVEIS DE TEMPERATURA E LUMINOSIDADE TESTADOS (ERVA-MATE)

	Luminosidade (klux)	Equação	r	S _{xy}
(I)	2,2	F= -2,8139 + 0,1945 Tmax	0,657	0,76
	15,0	F= -8,5472 + 0,7359 Tmax	0,548	3,83
	25,0	F= -12,3514 + 0,9547 Tmax	0,632	3,98
	40,0	F= -15,9205 + 1,1501 Tmax	0,691	4,10
(II)	2,2	F= -2,3082 + 0,1618 Tmax	0,684	0,58
	15,0	F= -12,5598 + 0,8393 Tmax	0,629	3,54
	25,0	F= -17,1078 + 1,0836 Tmax	0,699	3,79
	40,0	F= -19,9373 + 1,2499 Tmax	0,728	3,97

(I) Temperatura fixa

(II) Temperatura média do mês

TABELA A22. EQUAÇÕES AJUSTADAS PARA ESTIMAR A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (F) EM $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ EM FUNÇÃO DA MÉDIA DAS TEMPERATURAS MÍNIMAS MENSALIS (Tmin) EM °C, PARA OS DIFERENTES NÍVEIS DE TEMPERATURA E LUMINOSIDADE TESTADOS (PINHEIRO-BRAVO)

	Luminosidade (klux)	Equação	r	S _{xy}
(I)	2,2	F= -1,9153 + 0,4572 Tmin - 0,0131 Tmin ²	0,740	0,35
	15,0	F= -9,2549 + 2,1675 Tmin - 0,0685 Tmin ²	0,766	1,39
	25,0	F= -10,8582 + 2,5089 Tmin - 0,0751 Tmin ²	0,812	1,18
	40,0	F= -9,1455 + 2,3051 Tmin - 0,0610 Tmin ²	0,898	1,05
(II)	2,2	F= -1,2262 + 0,3327 Tmin - 0,0093 Tmin ²	0,817	0,20
	15,0	F= -8,3713 + 1,8686 Tmin - 0,0522 Tmin ²	0,782	1,19
	25,0	F= -9,7512 + 2,1415 Tmin - 0,0584 Tmin ²	0,801	1,55
	40,0	F= -7,9589 + 1,8903 Tmin - 0,0427 Tmin ²	0,897	1,28

(I) Temperatura fixa (II) Temperatura média do mês

TABELA A23. EQUAÇÕES AJUSTADAS PARA ESTIMAR A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (F) EM $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ EM FUNÇÃO DA MÉDIA DAS TEMPERATURAS MÊDIAS MENSALIS (Tmed) EM °C, PARA OS DIFERENTES NÍVEIS DE TEMPERATURA E LUMINOSIDADE TESTADOS (PINHEIRO-BRAVO)

	Luminosidade (klux)	Equação	r	S _{xy}
(I)	2,2	F= -4,2426 + 0,5440 Tmed - 0,0118 Tmed ²	0,542	0,42
	15,0	F= -17,1291 + 2,2378 Tmed - 0,0500 Tmed ²	0,468	1,65
	25,0	F= -24,3210 + 3,0470 Tmed - 0,0674 Tmed ²	0,597	1,57
	40,0	F= -28,3702 + 3,5307 Tmed - 0,0770 Tmed ²	0,675	1,56
(II)	2,2	F= -3,0819 + 0,4113 Tmed - 0,0088 Tmed ²	0,626	0,26
	15,0	F= -19,9096 + 2,4091 Tmed - 0,0532 Tmed ²	0,555	1,48
	25,0	F= -26,8612 + 3,2250 Tmed - 0,0715 Tmed ²	0,549	1,94
	40,0	F= -30,2465 + 3,6115 Tmed - 0,0786 Tmed ²	0,647	1,85

(I) Temperatura fixa (II) Temperatura média do mês

TABELA A24. EQUAÇÕES AJUSTADAS PARA ESTIMAR A FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (F) EM $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ EM FUNÇÃO DA MÉDIA DAS TEMPERATURAS MÁXIMAS MENSAS (Tmax) EM °C, PARA OS DIFERENTES NÍVEIS DE TEMPERATURA E LUMINOSIDADE TESTADOS (PINHEIRO-BRAVO)

	Luminosidade (klux)	Equação	r	S _{xy}
(I)	2,2	F= -0,5597 + 0,0898 Tmax	0,567	0,44
	15,0	F= -0,9442 + 0,3046 Tmax	0,508	1,76
	25,0	F= -3,0926 + 0,4599 Tmax	0,655	1,80
	40,0	F= -5,2612 + 0,6135 Tmax	0,762	1,77
(II)	2,2	F= -0,3633 + 0,0723 Tmax	0,643	0,29
	15,0	F= -3,3835 + 0,3451 Tmax	0,626	1,59
	25,0	F= -4,9439 + 0,5075 Tmax	0,645	2,05
	40,0	F= -6,1621 + 0,6428 Tmax	0,639	2,15

(I) Temperatura fixa

(II) Temperatura média do mês

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 1 ANDRAE, F.H. Ecologia florestal. Santa Maria, Imprensa Universitária da UFSM, 1978. 230 p.
- 2 ANUÁRIO Estatístico do Brasil - 1984. Rio de Janeiro, 1985. v.45, 1.104 p.
- 3 BORMAN, F.H. The relationships of ontogenic development and environmental modification to photosynthesis in *Pinus taeda* seedlings. In: _____. The physiology of forest trees. New York, Ronald Press, 1958. p. 197-218.
- 4 BOURDEAU, P.F. Photosynthesis and respiration of *Pinus strobus* L. seedlings in relation to provenance and treatment. Ecology, 44(4): 710-16, 1963.
- 5 _____. Seasonal variations of the photosynthetic efficiency of evergreen conifers. Ecology, 40(1): 63-67, 1959.
- 6 CARVALHO, P.E.R. Comparação de espécies nativas, em plantio em linhas em capoeira, na região de Irati-PR - Resultados aos 7 anos. Pesquisa Florestal, Curitiba (5): 53-68, 1982.
- 7 _____. Resultados experimentais de espécies madeireiras nativas do Estado do Paraná. In: CONGRESSO NACIONAL SOBRE ESSÊNCIAS NATIVAS, 2., Campos do Jordão, 1982. Anais. São Paulo, 1982. p. 747-65.
- 8 CEULEMANS, R.; IMPENS, I. & STEENACKERS, V. Poplar: an ecophysiological approach. Nederlands Bosbouwtijdschrift, 57(2): 48-59, 1985.
- 9 CORVELLO, W.B.V. Utilização de mudas de regeneração natural em reflorestamentos com espécies nativas. Curitiba, 1983. 105 p. Tese. Mestrado. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Agrárias. Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal.

- 10 DECKER, J.P. Effect of temperature on photosynthesis and respiration in red and loblolly pines. Plant Physiol., 19: 678-688, 1944.
- 11 DEPUIT, E.J. & CALDWELL, M.M. Stem and leaf gas exchange of two arid land shrubs. Amer. J. Bot., 62(9): 954-61, 1975.
- 12 EDWIN, G. & REITZ, R. Aquifoliaceae. Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues, 1967. 47 p. (Flora Ilustrada Catarinense).
- 13 FERREIRA Fº, J.C. Cultura e preparo de erva-mate. Rio de Janeiro, S.I.A., 1960.
- 14 FERREIRA, M.G.M.; CÂNDIDO, J.F.; CANO, M.A.O.; CONDÉ, A.R. Efeito do sombreamento na produção de quatro espécies florestais nativas. R. Árvore, 1(2): 121-34, 1977.
- 15 FURUKAWA, A. Photosynthesis and respiration in poplar plant. Journ. Jap. For. Soc., 54(3): 80-84, 1972.
- 16 GALVÃO, F. Contribuição para a auto-ecologia de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong. (timbaúva). Curitiba, 1979. 88 p. Tese. Mestrado. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Agrárias. Setor de Ciências Agrárias.
- 17 GALVÃO, F. Comportamento do crescimento de mudas de *Ilex paraguariensis* em dependência da intensidade luminosa. (prelo).
- 18 GOLOMAZOVA, G.M. Light and temperature curves of photosynthesis in coniferous species. Sov. Plant Phys., 28(2,I): 183-187, 1981.
- 19 HAN, S.S. & SUZAKI, T. Studies on the production and consumption of assimilates of trees. XI. Seasonal changes of photosynthesis, respiration rates of sun and shade leaves and estimation of branch respiration by the living cell area method on the natural Japanese beech forest. Journal of Faculty of Agriculture, Kyushu University, 24(2/3): 133-144, 1979.
- 20 HARI, P. & LUUKKANEN, O. Effect of water stress, temperature and light on photosynthesis in Alder seedlings. Physiol. plant., 29: 45-53, 1973.

- 21 HELMS, J.A. Diurnal and seasonal patterns of net assimilation in Douglas-fir, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, as influenced by environment. Ecology, 46(5): 698-708, 1965.
- 22 HUECK, K. As florestas da América do Sul. São Paulo, Universidade de Brasília, 1972. 466 p.
- 23 IMBAMBA, S.K. & TIESZEN, L.L. Influence of light and temperature on photosynthesis and transpiration in some C₃ and C₄ vegetable plants from Kenya. Physiol. plant., 39:311-16, 1977.
- 24 INOUE, M.T.; GALVÃO, F. & TORRES, D.V. Estudo ecofisiológico sobre *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze.: fotossíntese em dependência à luz no estágio juvenil. Floresta, 10(1): 5-9, 1979.
- 25 INOUE, M.T. & GALVÃO, F.G. Desempenho assimilatório de *Mimosa scabrella*, *Peltophorum dubium*, *Schinus terebinthifolius* e *Matayba elaeagnoides*, em dependência da intensidade luminosa. Acta Forestalia Brasiliensis, 1(1): 89-98, 1986.
- 26 INOUE, M.T. Indução a deiscência de frutos de *Cabralea* sp. Floresta, 9(1): 14-18, 1978.
- 27 INOUE, M.T. Wachsterverhalten von *Cedrela odorata* L. und *C. fissilis* Vell. (Meliaceae) im Jugendstadium in Abhängigkeit von Umweltfaktoren. Mitt. der Bundesforschungsanstalt f. Forst-und Holzwirtschaft, 115:1-100, 1977.
- 28 INOUE, M.T. Ecofisiologia na era do Fitotron. Brasil Madeira, 2(20):21-23, 1978.
- 29 INOUE, M.T. & TORRES, D.V. Comportamento do crescimento de mudas de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. em dependência da intensidade luminosa. Floresta, 11(1): 7-11, 1980.
- 30 INOUE, M.T.; RODERJAN, C.V. & KUNIYOSHI, Y.S. Projeto madeira do Paraná. Curitiba, FUPF, 1984, 260 p.
- 31 JANZEN, D.H. Ecologia vegetal nos trópicos. São Paulo, EDUSP, 1980. 79 p. (Temas de biologia, v. 7).

- 32 KINERSON, R.S. Relationships between plant surface area and respiration in loblolly pine. J. Appl. Ecol., 12: 965-971, 1975.
- 33 KRAMER, P.J. Photosynthesis of trees as affected by their environment. In: _____. The physiology of forest trees. New York, Ronald Press, 1958. p. 157-86.
- 34 KRAMER, P.J. & KOZLOWSKI, T.T. Fisiologia das árvores. Lisboa, Fundação Calouste Gulbenkian, 1972. 745 p.
- 35 _____. & _____. Physiology of woody plants. New York, Academic Press, 1979. 811 p.
- 36 KRICUN, S.D.P. Yerba mate - Investigación agronómica en la República Argentina. Misiones, INTA-Estacion Experimental agropecuaria, 1983. 16 p.
- 37 KUNIYOSHI, Y.S. Morfologia da semente e da germinação de 25 espécies arbóreas de uma floresta de Araucária. Curitiba, 1983. 233 p. Dissertação. Mestrado. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Agrárias. Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal.
- 38 KÜNSTLE, E. Der Jahresgang des CO₂-Gaswechsels von einjährigen Douglassientrieben in einem 20 jährigen Bestant. AFJZ., 142: 105-108, 1971.
- 39 LARCHER, W. Ecofisiologia vegetal. Barcelona, Omega, 1977. 305 p.
- 40 LEDIG, T.F. Physiological genetics, photosynthesis and growth models. In: Tree physiology and yield improvement. New York, Academic Press, 1976. p. 21-54.
- 41 _____. A growth model for tree seedlings based on the rate of photosynthesis and the distribution of photosynthate. Photosynthetica, 3(3): 263-275, 1969.
- 42 _____. & BOTKIN, D.B. Photosynthetic CO₂-uptake and the distribution of photosynthate as related to growth of larch and sycamore progenies. Silvae Genetica, 23(6): 188-192, 1974.
- 43 LEVITT, J. Introduction to plant physiology. Saint Louis, C.V. Mosby Company, 1974. 447 p.

- 44 LIU, Y.R.; LIU, F.J.; WANG, S.; WANG, S.J. Studies on seedlings growth an photosynthetic characteristics of four poplar hybrids. Scientia Silvae Sinicae, 19(3): 269-276, 1983.
- 45 LOGAN, K.T. Growth of tree seedlings as affected by light intensity. I. White birch yellow, birch, sugar maple and silver maple. Can. For. Branch, Dep. Publ., 1121, 1965.
- 46 _____. Growth of tree seedlings as affected by light intensity. II. Red pine, white pine, jack pine and easter larch. Can, For. Brach, Dep. Publ., 1160, 1966.
- 47 _____. Adaptations of the photosynthetic apparatus of sun shade grown Yellow Birch (*Betula alleghaniensis*). Can.J. Bot., 48(9): 1681-8, 1970.
- 48 LYR, H.; POLSTER, H. & FIEDLER, H.J. Gehölz Physiologie. Jena, VEB Gustav Fischer, 1967. 444 p.
- 49 MAACK, R. Geografia física do Estado do Paraná. Curitiba, Max Roesner Ltda. 1968. 350 p.
- 50 MATTOS, J.R. Frutos indígenas comestíveis do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, 1978. 37 p. (Publicação do IPRNR, n. 1).
- 51 MEYER, B.S.; ANDERSON, B.D. & BOHNING, R.H. Introdução a fisiologia vegetal. Lisboa, Fund. Calouste Gulbenkian, 1970. 564 p.
- 52 MCGREGOR, W.H.D. & KRAMER, P.J. Seasonal trend in rates of photosynthesis and respiration of loblolly pine and white pine seedlings. Am. J. Bot., 50: 760-765, 1963.
- 53 MITSCHERLICH, G. Wald, Wachstum und Umwelt. III. Boden, Luft und Produktion. Frankfurt, J.D. Sauerländer's Verlag, 1975. 352 p.
- 54 MOORE, R.T.; MILLER, P.C.; EHLERINGER, J.; LAWRENCE, W. Seasonal trend in gas exchange characteristics of three mangrove species. Photosynthetica, 7(4): 387-394, 1973.
- 55 MOTTA, F.S. Metereologia agrícola. São Paulo, Liv. Nobel, 1975. 376 p.

- 56 NEILSON, R.E.; LUDLOW, M.M. & JARVIS, P.O. Photosynthesis in sitka spruce (*Picea sitchensis*). II. Response to temperature. Journal of Applied Ecology, 9(3): 721-745, 1972.
- 57 PAGE, C.H. & VIGOUREUX, P. (eds.) The international system of units (SI). Nat. Bur. of Stand. Special Publ. 330, US. Govt. Printing Office, Washington, DC, USA, 1972.
- 58 PARKER, J. Photosynthesis of *Picea excelsa* in winter. Ecology, 34(3): 605-609, 1953.
- 59 PENNINGTON, T.D. Meliaceae. In: Flora neotropica. Monograph, nº 28. The N.Y.Bot. Garden, 1981. 469 p.
- 60 RAMBO, B. A fisionomia do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Imprensa Oficial, 1942. 360 p.
- 61 REITZ, R.; KLEIN, R.M. & REIS, A. Projeto madeira de Santa Catarina. Itajaí. Herbário Barbosa Rodrigues, 1978. 320 p.
- 62 _____.; _____. & _____. Projeto madeira do Rio Grande do Sul. Sellowia, 34-35, 1983. 525 p.
- 63 RONCO, F. Influence of high light intensity on survival of planted Engelm Spruce. Forest Sci., 16: 331-339, 1970.
- 64 SEITZ, R.A. Algumas características ecológicas e silviculturais do vassourão-branco (*Piptocarpha angustifolia* Dusén). Curitiba, 1976. 114 p. Tese. Mestrado. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Agrárias. Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal.
- 65 SHAFIQ, Y.; DAHAB, A.A. & ORMAN, F. Effects of light intensity on the growth of seedlings of *Pinus brutia*, *Cupressus sempervirens* and *Casuarina equisetifolia*. Mesopotamia Journal of Agriculture, 9(1/2): 73-85, 1974.
- 66 SHIMIZU, J.Y.; KAGEYAMA, P.Y. & HIGA, A.R. Procedimentos e recomendações para estudos de progênies de essências florestais. Documentos URPFCS-EMBRAPA, n. 11, Curitiba, 1982. 34 p.

- 67 STEINHÜBEL, G. & HÁLAS, L. Seasonal trends in rates of dry-matter production in the evergreen and winter green broadleaf woody plants. Photosynthetica, 3(3): 244-54, 1969.
- 68 STREET, H.E. & OPIK, H. Fisiologia das angiospermas - crescimento e desenvolvimento. São Paulo, Polígono, 1974. 315 p.
- 69 TAIRBEKOV, M.G. & STARZECKI, W. Dynamics of the processes of photosynthesis and respiration in leaves of *Quercus robur* in relation to light. Fiziol. Rast., 17(4): 686-692, 1970.
- 70 WHATLEY, J.M. & WHATLEY, F.R. A luz e a vida das plantas. São Paulo, EDUSP, 1982. 101 p. (Temas de biologia, v. 30).
- 71 ZELAWSKI, W. & KUCHARSKA, J. Winter depression of photosynthetic activity in seedlings of scots pine (*Pinus sylvestris* L.). Photosynthetica, 1(3-4): 207-213, 1967.